ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92
9
СЕНТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *Т. С. Павлова* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *Т. Н. Поповой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 8: 25.08.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 21.08.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.9. Уч.-изд. л. 18.8. Тираж 410 экз. Тип. зак. № 1468. С 172

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

УДК 581.52

© С. С. Холод

ВЫСОТНО-ПОЯСНОЕ И ЭНТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГИПЕРБАЗИТАХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

S. S. KHOLOD. THE DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN ULTRAMAFIC ROCKS OF POLAR URAL ACCORDING TO VERTICAL BELTS AND ENTOPIUMS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: skholod@SH10147.spb.edu

Поступила 19.05.2006
Окончательный вариант получен 27.11.2006

Рассмотрено распределение сосудистых растений по высотным поясам (подпоясам) и энтопиям (местоположениям) на гипербазитах горного массива Рай-Из. В 4 высотных ступенях (подгольцовый пояс и 3 подпояса гольцового) выявлено 9 типов энтопиев, среди которых в каждом подпоясе выделяется один, растительность которого отражает усредненные условия среды, — горный аналог плакоров. На градиенте от подгольцового к верхнему подпоясу гольцового пояса происходят существенные изменения в соотношении широтно-географических групп видов, относящихся к активному ядру флоры: увеличение доли видов арктической, уменьшение гипоарктической и полное выпадение бореальной фракции. В верхних подпоясах происходит сближение оптимумов экологических амплитуд видов в экологическом пространстве увлажненности и заснеженности, что определяется нивелированием условий абиотической среды уже в нижнем подпоясе гольцового пояса. Для всех высотных ступеней характерно явление экстрапоясности: растительность, которая в одной высотной ступени осваивает горные аналоги плакоров, в соседних приурочена к нивальным депрессиям и отчасти — ложбинам стока. В последних в нижних высотных ступенях находят убежище арктоальпийские, частично — арктические виды, в верхних, наоборот — гипоарктические.

Ключевые слова: высотный пояс (подпояс), энтопий, широтно-географическая группа, активное ядро флоры, оптимум экологической амплитуды вида, экстрапоясность, Полярный Урал.

В предыдущей публикации (Холод, 2006) рассмотрено распределение сосудистых растений на габбро-амфиболитах горного массива Рай-Из в разных высотных поясах (подпоясах) и на различных энтопиях (местоположениях). Предметом анализа в настоящей статье явилось распределение сосудистых растений на выходах ультраосновных пород (гипербазитах) этого же горного массива. Исследования растительности массива Рай-Из проводились начиная с 20-х годов XX столетия (Городков, 1926). Существенный вклад в изучение растительности на гипербазитах Полярного Урала внесла К. Н. Игошина (1966). В последнее время выявлены дифференцирующие группы видов различных серий увлажнения (Катаева, Холод, 2005), изучены свойства почвы и особенности накопления растениями химических элементов на этих породах (Kataeva et al., 2004). В настоящей работе рассмотрены наиболее общие закономерности высотно-поясного разделения горного массива Рай-Из, распределение сосудистых растений по энтопиям и отношение растений к таким факторам среды, как увлажненность и заснеженность.

Материал и методика

Материалом для работы послужили 105 геоботанических описаний, выполненных в диапазоне высот 200—1290 м[1] в центральной, южной и северной частях массива Рай-Из. В этих описаниях выявлено 110 видов и подвидов сосудистых растений. В данной работе частично использовались те же подходы к изучению распределения сосудистых растений в ландшафте этого горного массива, что и в предыдущей (Холод, 2006). Это касается параметров местоположения, выявления горных аналогов плакоров (Юрцев, 1964), расчета значений постоянства вида в каждой высотной ступени, определения взвешенных значений постоянства по факторам среды (Rowe, 1956). В то же время внесены коррективы в процедуру установления ординационных рядов. В настоящей работе для этого применена методика построения стандартных экологических шкал (Раменский, 1971). Кроме того, нами использовано понятие активности видов (Юрцев, 1968), а также представления об оптимуме, эксклюзивности вида в данной высотной ступени и активном ядре флоры. Все виды по признаку активности разделены на 4 категории: высокоактивные (осваивающие не менее 80 % энтопиев данного пояса и имеющие, по меньшей мере, в двух из них значение постоянства IV или V), среднеактивные (осваивающие от 60 до 80 % энтопиев и имеющие хотя бы в одном из них значение постоянства IV или V), малоактивные и неактивные (последние имеют постоянство I в 1—3 энтопиях). Высокоактивные и среднеактивные виды вместе мы рассматриваем как активное ядро флоры. Оптимум вида рассчитывался как среднее взвешенное значение постоянства вида в ординационном ряду. Виды эксклюзивные (исключительные) определялись по их присутствию только в одной высотной ступени (кроме случая присутствия вида в одном типе энтопия с постоянством I). Принадлежность вида к широтно-географической группе дана по сводке Н. А. Секретаревой (2004). Оценка уровня сходства между видовым составом разных энтопиев осуществлена на основе коэффициента сходства Съеренсена (Goodall, 1973). Анализ координат места точек проведен с использованием визуально распознаваемых «образов» и параметров координатной схемы, таких как компактные группы, расстояния между группами и отдельными точками (характер распределения), предпочтительные направления, виды-вехи.

Результаты

Энтопическая структура. Ультраосновные породы, или гипербазиты (дунит-гарцбургитовая серия) являются господствующими в массиве Рай-Из и по приблизительной оценке слагают его на 85—90 %. По периферии они через узкую зону контакта переходят в породы основного (габбро-амфиболиты), или кислого (кристаллические сланцы) состава. По северной окраине Рай-Иза, в зоне так называемого меланжа, довольно широко развиты метаморфические разности гипербазитов — серпентиниты (Строение.., 1990). Общая протяженность массива, включающего выходящие на поверхность ультраосновные и основные породы, составляет с северо-востока на юго-запад (вдоль осевой части Уральского хр.) 42—45 км, а с северо-запада на юго-восток — 25 км.

Горное поднятие Рай-Из — сооружение горстового типа, плоские вершины которого находятся на высотах более 900 м. Такие вершины представляют собой поверхности гольцового выравнивания, которые рассматриваются в литературе как собственно плато Рай-Из. Все склоны исключительно крутые (в ряде случаев крутизна достигает 65—70°) и покрыты чехлом крупноглыбистого материала (величина обломков достигает 1.5—2.0 м). Особенно крутыми склонами характеризуется диапазон высот 350—600 м, где иногда невозможно найти ни одной более или менее развитой горизонтальной площадки. У подножия склонов формируются короткие щебнисто-мелкоземистые шлейфы, ниже переходящие в приречные террасы.

---

[1] Здесь и далее все высоты приведены в абсолютном значении над уровнем моря.

Во всем диапазоне высот нами выявлено 9 типов энтопиев, каждый из которых характеризуется своими геолого-геоморфологическими и гидрологическими особенностями. Основные параметры энтопиев приведены в табл. 1. Из всех 9 энтопиев только 1 является сквозным, т. е. присущим всем высотным ступеням, — это уступы (У), отделяющие разные уровни субгоризонтальных поверхностей: террас и плоских вершин. Два типа энтопиев являются исключительными, т. е. присущими одной высотной ступени: это пологие мелкоземистые склоны или шлейфы (СМ) и плоские галечно-гравийные бугры (БГ) аллювиально-пролювиального происхождения. Все остальные энтопии характеризуют только часть высотного спектра: они присущи 2 или 3 (из 4) высотным ступеням. Это поверхности гольцового выравнивания (ПГВ), встречающиеся не только на высотах выше 900 м, но и в виде остаточных фрагментов на высотах 270—300 м, террасы (солифлюкционные и другого генезиса) и краевые, покатые части плато (Т), каменистые склоны (СК), формирующиеся на всех высотных уровнях, кроме собственно плато, серпентинитовые осыпи (О) и группа энтопиев, в целом характеризующая отрицательные элементы рельефа: депрессии, умеренно увлажненные, с интенсивным накоплением снега (Д), ложбины и полосы стока (ЛС).

Горными аналогами плакоров, значение которых при выявлении высотной поясности в горах более подробно освещено в предыдущей работе (Холод, 2006), на гипербазитах массива Рай-Из являются (в разных высотных ступенях) мелкоземистые склоны, поверхности гольцового выравнивания и полого наклонные террасы. Имея в виду некоторую условность этого понятия (фрагментарность, а подчас и полное отсутствие выположенных суглинистых, автоморфных по условиям увлажнения позиций в горах), отметим, что для горных территорий этому понятию в наибольшей степени соответствуют полого наклонные поверхности, формирующиеся на геохимически нейтральных или слабо кислых грунтах с большим содержанием алюмосиликатной фракции. Такие поверхности можно встретить на прилегающих с севера к массиву Рай-Из частях Полярного Урала, сложенных песчаниками, сланцами и другими кислыми горными породами. Что же касается собственно массива Рай-Из, то здесь абсолютное господство ультраосновных пород (с минимальным содержанием кремния) делает понятие горных аналогов плакоров еще более условным. Тем не менее высотная поясность на гипербазитах Полярного Урала — факт, отмечаемый всеми исследователями горного массива Рай-Из. Господство ультраосновных пород при этом представляется как фоновое, присущее всем энтопиям и высотным ступеням, что позволяет исключить особый характер геохимической составляющей субстрата из параметров среды, необходимых для обоснования горных аналогов плакоров. В то же время необходимо отметить, что содержание ряда элементов, таких как Mg, Ni, Cr, не остается постоянным как в разных энтопиях, так и в однотипных, но на разных высотных уровнях. Исследование поведения видов в зависимости от изменения содержания различных элементов в почвах массива Рай-Из составляет предмет самостоятельной работы, здесь же мы ограничимся рассмотрением таких параметров среды, как положение в рельефе, характер увлажнения верхних горизонтов грунтов, заснеженность энтопиев.

ТАБЛИЦА 1

Основные параметры энтопиев гипербазитового массива Рай-Из и их растительность

Энтопий	Поверхностные отложения	Условия увлажнения	Условия заснеженности	Абс. высота над ур. м., м	Растительность
СМ (склоны мелкоземистые)	Легкий-средний суглинок	Мезоморфные	Мезохионные	200—350	Ерниково-моховые (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) тундры
БГ (бугры галечные)	Галька, гравий	Ксероморфные	Микроахионные	200—220	Разреженные группировки (*Carex rupestris*, *Minuartia arctica*, *Thymus paucifolius*, *Koeleria asiatica*, *Alyssum obovatum*)
ПГВ (поверхности гольцового выравнивания, плато)	Плитняк, глыбы, щебень, средний-тяжелый суглинок	Мезо-гигромезо-морфные, ксеромезо-морфные	Мезо-микрохионные, ахионные	270—300, 685—750, 950—1290	Разреженные группировки, семиагрегации (*Deschampsia borealis*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*)
Т (террасы солифлюкционные и др., краевые части плато, седловины)	Щебень, супесь, мелкие обломки породы	Мезоксероморфные	Микрохионные	350—950	Разреженные группировки (*Silene acaulis*, *Dianthus repens*, *Salix arctica*, *Sanguisorba officinalis*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Racomitrium lanuginosum*)
СК (склоны каменистые)	Глыбы, плитняк, супесь, песок	Ксеро-мезоксероморфные	Макро-мезохионные	230—1000	Разреженные группировки (*Salix arctica*, *Pachypleurum alpinum*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Armeria maritima*, *Saxifraga spinulosa*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*)

О (серпентинитовые осыпи)	Мелкие глыбы, щебень, дресва	Ксеро-мезоксероморфные	Мезо-микрохионные	450—700	Разреженные группировки (*Cardaminopsis septentrionalis*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Alyssum obovatum*, *Silene paucifolia*)
Д (нивальные депрессии)	Легкий-средний суглинок, щебень	Мезо-гигромезоморфные	Мезо-макрохионные	200—700	Заросли ерника, можжевельника (*Juniperus sibirica*) с лишайниками (*Stereocaulon paschale*, *Cladina arbuscula*, *Cetraria islandica*) и разнотравьем (*Juncus trifidus*, *Festuca ovina*, *Solidago lapponica*)
У (уступы, тыловые части террас)	Мелкий плитняк, щебень	Гигро-мезогигроморфные	Мега-макрохионные	240—1250	Разреженные группировки (*Bistorta elliptica*, *Oxyria digyna*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis* subsp. *alpestris*, *Cochlearia arctica*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*)
ЛС (ложбины и полосы стока)	Плитняк, щебень, суглинок	Гигро-гидрогигроморфные	Мезохионные	200—1100	Травяно-моховые (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix reptans*, *Limprichtia cossoni*, *Campylium polygamum*) тундры

Видовой состав. Число сосудистых растений, выявленное нами, — 110 таксонов (табл. 2) — несколько превышает таковое для гипербазитов массива Рай-Из, полученное другими исследователями. По данным К. Н. Игошиной (1966), для ультраосновных пород Рай-Иза отмечено 93 вида, кроме того, она же приводит еще 9 видов, найденных Б. Н. Городковым (1935). В 1997—1998 гг. в этом массиве (долина р. Макар-Рузь) проводились работы комплексным отрядом БИН РАН; флористические исследования осуществлялись Б. А. Юрцевым. Им был составлен предварительный список сосудистых (неопубликованные данные), который насчитывает 99 таксонов.[2] Из числа растений, отсутствующих в списке упомянутых исследователей, отметим найденный нами в центральной части массива *Stellaria edwardsii*.[3] Остальные виды, дополняющие список предыдущих исследователей, встречаются в краевой части этого горного поднятия, часто — вблизи зон контакта с породами другого типа (основные или кислые). В первую очередь это виды, характерные для серпентинитовых осыпей северной части массива: *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Luzula confusa*, *Pedicilaris amoena*, *Rhodiola quadrifida*. В верховьях горных долин, в ложбинах, где находятся истоки ручьев, встречено наибольшее число видов, заходящих на ультраосновные породы: *Bromopsis pumpelliana* subsp. *vogulica*, *Carex fuliginosa* subsp. *misandra*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Geranium albiflorum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Thalictrum minis* subsp. *kemense*, *Valeriana capitata*. Ряд видов встречен на других энтопиях: низких террасах и пролювиальных веерах (*Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Pedicularis dasyantha*), каменистых склонах (*Salix reticulata*) и ложбинах стока (*Juncus castaneus*, *Petasites frigidus*, *Rorippa palustris*). Отмечен и один вид — *Bistorta vivipara* — с широкой экологической амплитудой: он встречается на пролювиальных веерах, крутых каменистых склонах, в нивальных депрессиях и ложбинах стока.

Высотная поясность и энтопическое распределение видов. Для всей области выхода на дневную поверхность ультраосновных горных пород нами установлено 4 высотных ступени, принадлежащие 2 поясам (подгольцовому и гольцовому), выделяемым в субарктических и южных высокогорьях Сибири и Дальнего Востока рядом исследователей (Горчаковский, 1960; Юрцев, 1968; Колесников, 1969; Высокогорная флора.., 1972; Сочава, 1980; Горные фитоценотические.., 1986; Шлотгауэр, 1990). Высотные ступени гольцового пояса мы рассматриваем как подпояса, впервые выделенные как подзона высокогорно-тундровой зоны П. Н. Крыловым (1931). В отличие от габбро-амфиболитового блока этого же массива, где нами выделено 3 высотных ступени (Холод, 2006), на ультраосновных породах добавляется еще одна. Эта ступень получила в литературе название пояса холодных гольцовых пустынь (Куваев, 1985). Отметим, что В. Б. Куваев противопоставляет этот пояс нижерасположенному, который он называет горно-тундровым. Аналогично поступают П. Л. Горчаковский и С. Г. Шиятов (1985), выделяя отдельно в горах Северного, Приполярного и Полярного Урала горно-тундровый пояс и отграничивая его от пояса холодных гольцовых пустынь. Ранее нами (Холод, 1994) при изучении горных систем Кольского п-ова вся растительность выше подгольцового пояса была отнесена к горно-тундровому, без выделения особого пояса (подпояса) каменистых пустынь. Необходимо принимать во внимание, что в объем понятия «пояс» может входить несколько формаций или даже типов растительности (Станюкович, Станюкович, 1972), а к гольцовой растительности относится ряд формаций, иногда

---

[2] В работе Юрцева и др., 2001 приводится 98 таксонов сосудистых на гипербазитах Рай-Иза.

[3] Номенклатура сосудистых растений указана по: Секретарева, 2004; мхов по: Afonina, Czernyadjeva, 1995; лишайников по: Andreev et al., 1996.

ТАБЛИЦА 2

Высотно-поясное и энтопическое распределение сосудистых растений на гипербазитах массива Рай-Из

Пояс	Подгольцовый							Гольцовый														
Подпояс	200—350 м							нижний						средний							верхний	
Абсолютная высота над ур. м.								350—550 м						550—1100 м							1100—1290 м	
Тип энтопиев	СМ	БГ	СК	ПГВ	Д	У	ЛС	Т	О	СК	Д	У	ЛС	Т	О	СК	ПГВ	Д	У	ЛС	ПГВ	У
	Высокоактивные и среднеактивные виды (активное ядро флор)																					
Bistorta elliptica	V	III	IV	I	I	II	IV	III	II	V	V	III	IV	IV	I	V	III	II	III	V		
Salix arctica	V	IV	IV	I		I	III	V	IV	V	IV	II	II	IV	I	V	V	II	II	IV	I	
Minuartia arctica	III	V	II	I		II	II	V	IV	IV	IV	I	II	V	I	III	IV	I	II	IV		
Silene acaulis	II	V	IV	I		II		V	II	IV	V	II	I	IV	I	IV	V	II	I	III		
Festuca ovina	II	II			II			IV	IV	I	V	II								I		
Carex bigelowii subsp. *arctisibirica*	V		II	II	I		IV	II		III	III	I	III	IV		II	V		II	V	I	
Cerastium jenisejense	II	IV	III	I	I		IV	II		III	III		II	II		III	II		I	I		
Deschampsia borealis	III		II	I		II	III	I		II		I	II	IV		III	V	I	III	V	IV	I
Dianthus repens	III	V	IV	I				V	IV	III	I	I		II	I	II	I			I		
Festuca rubra subsp. *arctica*	I	V	IV	I		II		II	I	III	II		I	II		III	III	II	I			
Rumex acetosa subsp. *lapponicus*	I	II		I		I	III	I	I	III	III	I	IV	IV	I	II	II		IV	V		
Betula nana	V				III		IV	I	I	I	I	I	II	I			I	I		II		
Carex melanocarpa	I	II	II	I				III	I	I	III			I		I	I					
C. rupestris	III	V	I	I				V	IV	III	I		I	III	I		III					
Cardaminopsis septentrionalis		IV	III			I		II	IV	I	I			III	I	I	IV		I	II	II	
Cerastium regelii subsp. *caespitosum*		I				II	I	I	II	II	II		I	II		III	III	I	IV	V	IV	I
Dryas octopetala subsp. *subincisa*		IV		I				II	II	III	III		I	I	I	II	III	I		I		
Lagotis glauca subsp. *minor*			IV			I	I	I	I	III	III	II	II			II		I	II	II		
Alyssum obovatum		V						II	IV	II	I				I	I	I					
Festuca rubra subsp. *rubra*	III	I					I			II	III	II	I	I			I		I	I		

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Пояс	Подгольцовый							Гольцовый														
Подпояс	200—350 м							нижний						средний							верхний	
Абсолютная высота над ур. м.	·							350—550 м						550—1100 м							1100—1290 м	
Тип энтопиев	СМ	БГ	СК	ПГВ	Д	У	ЛС	Т	О	СК	Д	У	ЛС	Т	О	СК	ПГВ	Д	У	ЛС	ПГВ	У
Pachypleurum alpinum			IV		I	I		II		IV	III	II				I		I				
Saxifraga spinulosa		IV	II	I				II	IV	III	III	II			I	II	I	I				
Silene paucifolia		II				I		III	IV	II	I						I					
Thalictrum alpinum	II				I			II		III	II	I	I			I						
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*	V			I			II	III	I		II		I	I			I			I		
Cochlearia arctica							I			I			I	I		III	I		II	IV	II	I
Juncus biglumis				I			I			I			II	II		II	I		IV	IV		
Myosotis asiatica		IV	III			II			I	II		I		II		III	III		I			
Pedicularis oederi			III				I	I		III			I	III		I	III			I		
Poa alpigena s. str.			II				I	I		II	I		I	II	I	I	I		II	I		
P. alpigena subsp. *colpodea*									I	I				I	I	III	II	I	I	I	IV	I
P. arctica							I			I			I	I	I	II	I		I	I		
Salix reptans							V			I	I		V	I		III			I	IV		
Малоактивные виды, дифференцирующие высотные ступени																						
Arctagrostis latifolia	I						V						I							III		
Campanula rotundifolia		II	II			I				I	I											
Castilleja arctica		II	I							I												
Eriophorum angustifolium							IV						I									
Ledum palustre subsp. *decumbens*	III	I							I		I											
Poa pratensis	II					II				I												
Alopecurus pratensis subsp. *alpestris*					I		I			I	II	I							I			
Artemisia borealis		II						II	II									I				
Carex fuscidula								II	I	I						I				I		

C. papallela subsp. *redowskiana*	I									I	I	I									
Juncus trifidus		I							I		III	I									
J. triglumis							I						II							I	
Lloydia serotina		I	I					I		I	I		I			I		I		I	
Oxytropis sordida	I	IV						II	I	I	I							I			
Parnassia palustris subsp. *neogaea*	I				I					II	I	II						I			
Sanguisorba officinalis	I		I							I	III	I				I		I			
Tephroseris tundricola			I		I					III	I	I							I		
Thymus paucifolius		V	I			I		IV	IV	I											
Trisetum spicatum			I								II										
Minuartia rubella										I							II		I	I	I
Oxyria digyna			II			I				I	I	I				II		I	I		
Pedicularis arctoeuropaea							II			I	I		II			I			II	IV	
Saxifraga hirculus							III				I		IV	I			II			V	

Эксклюзивные виды высотных ступеней

Calamagrostis neglecta	I				II	I	III														
Allium schoenoprasum											II	II									
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica**								II		I											
Asplenium viride									I	I	II										
*Pedicularis amoena**								I	I												
Poa alpina										I	II	I									
Ranunculus propinquus											II	I									
*Rhodiola quadrifida**								I	I												
Saussurea alpina											III										
Solidago lapponica											III	I									
Luzula nivalis															I		I			I	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Пояс	Подгольцовый							Гольцовый															
Подпояс	200—350 м							нижний						средний							верхний	
Абсолютная высота над ур. м.								350—550 м						550—1100 м							1100—1290 м	
Тип энтопиев	СМ	БГ	СК	ПГВ	Д	У	ЛС	Т	О	СК	Д	У	ЛС	Т	О	СК	ПГВ	Д	У	ЛС	ПГВ	У
	Прочие виды																					
Andromeda polifolia subsp. *pumila*	IV						IV		I		I		II							II		
Arctous alpina	I							I									I					
Armeria maritima		II						I		II				I		II						
Carex saxatilis subsp. *laxa*							V						V							V		
Eriophorum scheuchzeri							I						II						I	I		
E. vaginatum							II				I		I							III		
Eritrichium villosum	I	I	I							II	I					I			I			
Koeleria asiatica		III						II						II			I					
Saxifraga nivalis			II									I				I	I					
Draba fladnizensis			I							I												
Ranunculus glabriusculus			I		I					I												
Saxifraga hieracifolia										I					I					I		
Salix lanata							I													I		
*Bistorta vivipara**								I		I										I		
Carex lachenalii												I							I			
Empetrum hermaphroditum								I												I		
Hedysarum hedysaroides subsp. *arcticum**										I	I							I				
Minuartia stricta										I										I		

Примечание. Виды, встреченные в одной высотной ступени и в одном типе энтопиев с постоянством I: в подгольцовом поясе — *Valeriana capitata*,* *Veratrum lobelianum* (Д), *Calex juncella*, *Eriophorum russeolum*, *Juncus castaneus*,* *Rorippa palustris** (ЛС); в нижнем подпоясе гольцового пояса: *Pedicularis dasyantha** (Т), *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus**, *Larix sibirica* (О), *Anthoxanthum odoratum* subsp. *alpinum*, *Salix reticulata*,* *Saxifraga tenuis* (СК), *Bromopsis pumpelliana* subsp. *vogulica*,* *Geranium albiflorum*,* *Elymus mutabilis*, *Juniperus sibirica*, *Selaginella selaginoides*, *Stellaria ciliatosepala*,* *Thalictrum minus* subsp. *kemense**(Д); в среднем подпоясе гольцового пояса: *Luzula confusa** (О), *Stellaria edwardsii** (СК), *Carex fuliginosa* subsp. *misandra** (Д), *Draba lactea*, *Huperzia appressa*, *Petasites frigidus** (ЛС). Звездочкой отмечены виды, отсутствующие в списках предыдущих исследователей.

довольно контрастных по своей экологии и различных по генезису (Толмачев, 1948). Кроме того, учитывая то, что во многих работах сибирских ботаников к гольцовой относится вся растительность выше подгольцового пояса, в настоящей статье мы гольцовый пояс рассматриваем более широко, включая в него и ту растительность, которую традиционно относят к холодным гольцовым пустыням. Вопрос же о самостоятельном статусе холодных гольцовых пустынь в системе высотно-поясного расчленения гор мы считаем спорным, поэтому соответствующую высотную ступень здесь рассматриваем как подчиненную гольцовому поясу.

В данной работе мы принимаем точку зрения на подпояса гольцового пояса как на своеобразные горные аналоги широтных подзон тундровой зоны. При том, что полной аналогии между высотными поясами (подпоясами) и широтными зонами (подзонами) быть не может, вполне допустимо при выделении и диагностике высотных подпоясов использовать те же параметры растительного покрова, что и при разделении широтных подзон тундровой зоны. При этом необходимо иметь в виду, что значимость тех или иных параметров растительного покрова при переходе от одного подпояса к другому несколько меняется, что в данном случае полностью соответствует практике разграничения широтных подзон (Чернов, Матвеева, 1979). Анализ растительного покрова высотных ступеней показал, что при их выделении в пределах подгольцового и гольцового поясов наиболее существенными являются следующие параметры: характер освоения территории ландшафтно значимыми видами, соотношение широтно-географических групп (в активном ядре флоры и во всей флоре подпояса), горизонтальная структура сообществ горных аналогов плакоров, доминирующие и содоминирующие виды. Кроме того, для каждого подпояса учитывается энтопическая структура территории.

Ниже приводим наиболее существенные особенности распределения сосудистых растений по высотным ступеням и энтопиям в пределах ультраосновного блока горных пород массива Рай-Из. Кратко освещаются основные параметры растительного покрова каждой высотной ступени.

В диапазоне высот 200—350 м простирается подгольцовый пояс. Энтопическая структура пояса характеризуется наличием пологих мелкоземистых склонов, довольно коротких (30—50 м) и часто перекрытых фрагментами коллювиально-делювиальных каменистых чехлов. Для этого же пояса особенно характерны плоские сухие галечно-гравийные бугры в долинах рек. На высотах 270—300 м встречаются остатки древних поверхностей выравнивания.

Нижняя граница пояса в ряде случаев образована полосой редколесий из *Larix sibirica*, ниже в ряде случаев переходящих в смешанные древостои, образованные лиственницей, елью (*Picea obovata*) и березой (*Betula pubescens*) (Нешатаева, Демьянов, 2002). Такая ситуация особенно характерна для северо-восточного обрамления массива, где эти леса занимают нижние части склонов долины р. Собь. В центральной части поднятия, где днища горных долин находятся на высоте 300—350 м, подгольцовый пояс выклинивается, поскольку на этой высоте уже формируется растительность гольцового пояса. По северной периферии массива граница подпояса проходит по высоте 170—200 м и приурочена к довольно протяженной подгорной равнине, которая с уклоном 2—3° спускается к водоразделу рек Собь и Елец. Граница пояса здесь фиксируется по зарослям ерника, которые в нижней части подгорной равнины переходят в пойменные ивовые и ерниковые заросли. На этой же высоте проходит нижняя граница подгольцового пояса по восточному и юго-восточному обрамлению массива, где у подножия склонов формируются крупные фрагменты березово-лиственнично-еловых, а в районе пос. Харп — березово-еловых лесов. Вследствие того, что восточный и западный макросклоны массива Рай-Из находятся в различных

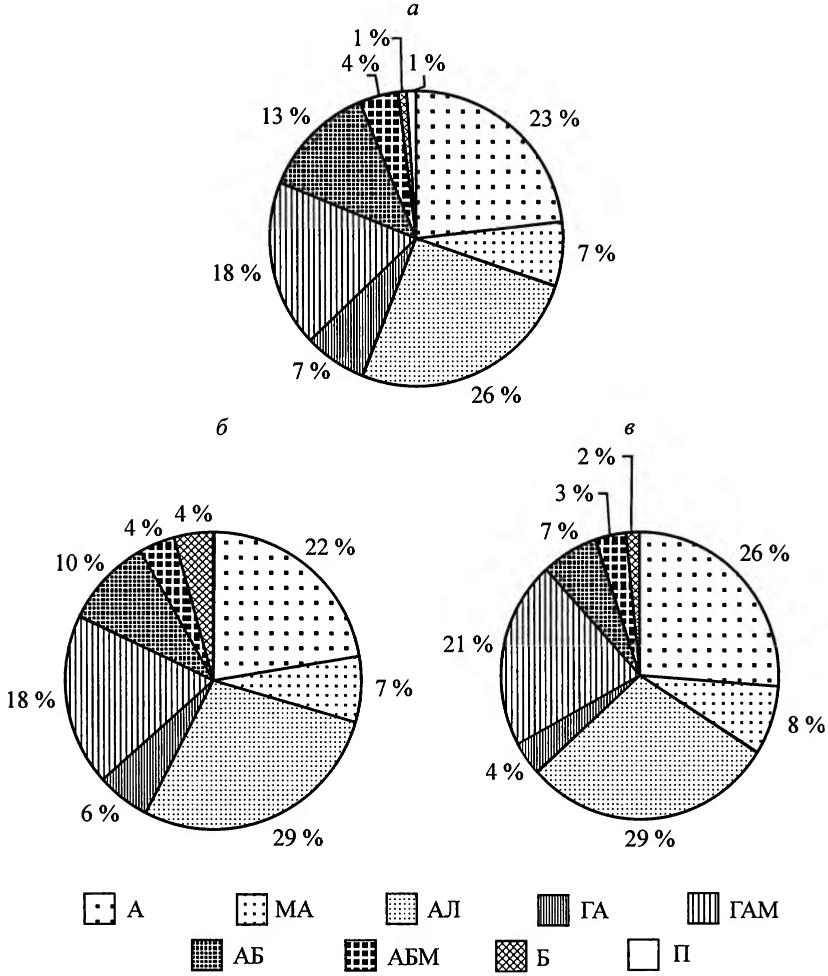


Рис. 1. Соотношение числа видов всей флоры, относящихся к разным широтно-географическим группам.

Здесь и на рис. 2: *а* — в подгольцовом поясе, *б* — в нижнем подпоясе гольцового пояса, *в* — в среднем подпоясе гольцового пояса. Обозначение широтно-географических групп: А — арктические, МА — метаарктические, АЛ — аркто-альпийские, ГА — гипоарктические, ГАМ — гипоаркто-монтанные, АБ — арктобореальные, АБМ — арктобореально-монтанные, Б — бореальные, БМ — бореально-монтанные, П — плюризональные.

климатических условиях (восточный склон более континентальный, западный — подвержен влиянию атлантических воздушных масс), растительность подножий склонов существенно различается. Если на востоке это (отмеченные выше) фрагменты лесов, то на западе — почти безраздельно господствующая южнотундровая кустарниковая растительность, иногда с небольшими экстразональными включениями (по депрессиям) лесотундровых редин. Климатические различия восточного и западного макросклонов — существенная предпосылка для формирования асимметрии поясности (Щукина, 1960). Однако реально такую асимметрию проследить не удается в силу высокой подвижности каменистых субстратов (крупноглыбистые осыпи), а также наличия по периферии массива пород другого состава, что в целом характеризует нижнюю границу подгольцового пояса по всему обрамлению массива как исключительно эдафическую.

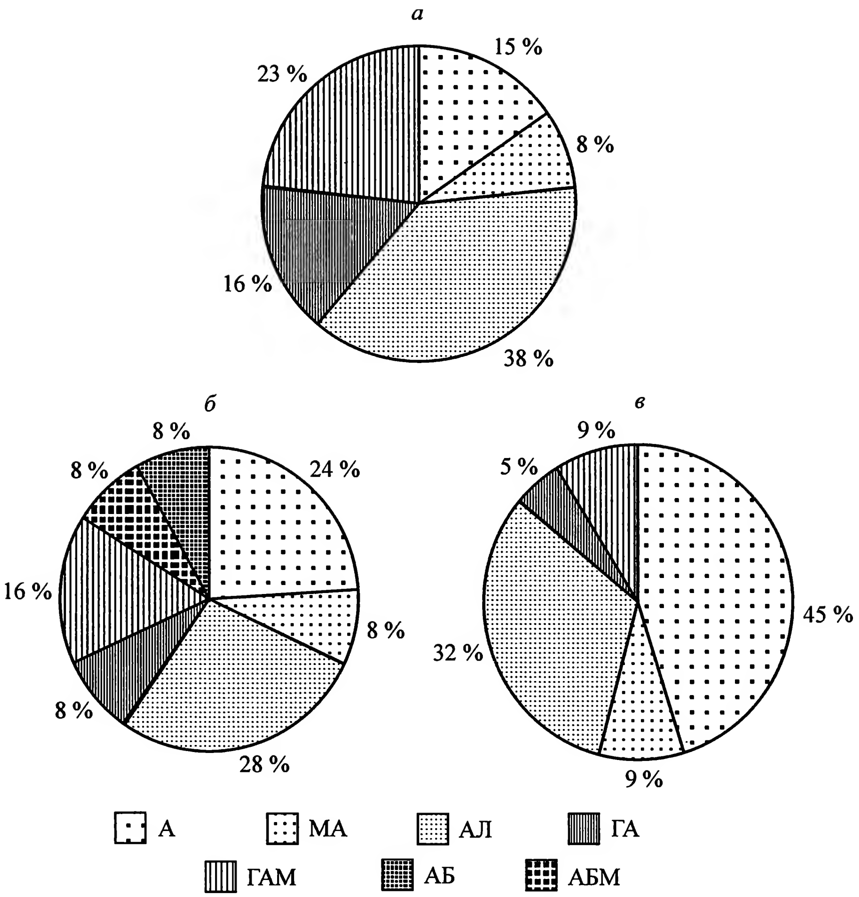


Рис. 2. Соотношение числа видов активного ядра флоры, относящихся к разным широтно-географическим группам.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Облик растительности этого пояса формируют лиственница и ерник (*Betula nana*). Лиственница, даже стланиковая форма, крайне редко встречается выше уровня в 220—230 м. Распространению ее на бо́льшие высоты препятствует не столько климатический, сколько эдафический фактор: на некоторых участках уже с высоты 250—270 м начинается крутая и довольно подвижная осыпь. Ерниковые заросли крайне редки, представлены небольшими фрагментами, избегают обдуваемых участков. Их ограниченное развитие определяется исключительной фрагментарностью мелкоземистых участков.

Для подгольцового пояса выявлено 72 вида сосудистых растений (табл. 2): преобладают арктоальпийские (26 %), значительную роль играют арктические (23 %) и гипоаркто-монтанные виды (18 %) (рис. 1, *а*). К высокоактивным относятся только 2 вида: арктоальпийский *Bistorta elliptica* и арктический *Salix arctica*. Первый из них осваивает весь спектр энтопиев подгольцового пояса, второй отсутствует только в нивальных западинах. Группу среднеактивных составляют 11 видов, среди которых представлены гипоарктические (в том числе гипоаркто-монтанные) (*Betula nana*, *Carex melanocarpa*, *Cerastium jenisejense*, *Dianthus repens*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Rumex acetosa* subsp. *lapponica*), арктоальпийские (*Carex rupestris*, *Minuar-*

tia arctica, *Silene acaulis*) и преимущественно арктические (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Deschampsia borealis*). Малоактивных видов, но имеющих оптимум в этой высотной ступени, — 6 (*Arctagrostis latifolia*, *Campanula rotundifolia*, *Castilleja arctica*, *Eriophorum angustifolium*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Poa pratensis*). Один вид — *Calamagrostis neglecta* — является эксклюзивным для подгольцового пояса. Соотношение широтно-географических групп в активном ядре флоры выглядит следующим образом (рис. 2, *а*): преобладают арктоальпийские виды (38 %), несколько меньше гипоаркто-монтанных (23), примерно поровну представлены гипоарктические и арктические (16 и 15), им значительно уступают метаарктические (8 %). Таким образом, уже в этой высотной ступени существенный перевес имеют виды арктической фракции (61) по сравнению с гипоарктической (39 %).

Доминируют (содоминируют) в подгольцовом поясе всего несколько видов, среди которых преобладают гипоарктические (*Betula nana*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*), меньшую роль играют арктобореальные (*Calamagrostis neglecta* и *Fectuca ovina*) и только один вид — *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* — элемент арктической фракции. Покрытие этих видов на мелкоземистых шлейфах колеблется от 5—7 до 12—15 %. Гипоарктические виды формируют облик растительности на нескольких энтопиях: помимо вышеотмеченных, они образуют небольшие сомкнутые фрагменты сообществ в ложбинах стока и нивальных западинах. *Carex saxatilis* subsp. *laxa* на некоторых участках пластового стока формирует клоны с покрытием до 45 %. Заросли ерника с покрытием 35—50 % можно встретить почти во всех нивальных западинах (высота его здесь достигает 45—50 см), часто — с примесью *Festuca ovina*.

Растительность всех остальных энтопиев представляет собой разреженные группировки; преобладают изолированные друг от друга подушки, небольшие клоны и дерновины. Проективное покрытие сосудистых растений нигде не превышает 12—15 %, а часто составляет всего 4—5 %. В таких группировках наиболее весомая роль принадлежит арктическим (*Cardaminopsis septentrionalis*, *Castilleja arctica*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Koeleria asiatica*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Oxytropis sordida*, *Poa alpigena*) и арктоальпийским (*Carex rupestris*, *Minuartia arctica*, *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis oederi*, *Saxifraga nivalis*, *Silene acaulis*) видам. Значительно меньше видов, принадлежащих бореальной (*Alyssum obovatum*, *Saxifraga spinulosa*) и гипоарктической (*Artemisia borealis*, *Dianthus repens*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*) фракциям.

По числу видов в этом подпоясе наиболее богаты ложбины стока — 34 вида (20 %), галечные бугры и каменистые склоны — по 30 видов (18 %). Наименьшее число видов сосудистых в нивальных депрессиях — 14 (8 %). В горных аналогах плакоров — на мелкоземистых склонах — 28 видов (16 %) (рис. 3, *а*). Наибольшее сходство видового состава характерно для энтопиев мелкоземистых склонов и поверхностей выравнивания — 0.37. Примерно такой же уровень сходства — 0.36 — характеризует видовой состав галечных бугров и каменистых склонов. Значительно меньшее сходство обнаруживается у этих групп с ложбинами стока — 0.30, а самая слабая «связь» — с нивальными депрессиями — 0.28 (рис. 4, *а*). Последнее значение характеризует самый низкий уровень сходства, выявленный во всех высотных ступенях.

В целом необходимо отметить, что растительность подгольцового пояса имеет признаки явно угнетенного характера: низкие, крайне фрагментарные заросли невысоких кустарников, часто «перебиваемые» щебнистыми и каменистыми полосами. Относительно невысокая роль бореального элемента при значительной роли гипоарктического и особенно арктического объясняется господством каменисто-щебнистых субстратов, благоприятных для поселения в первую очередь арк-

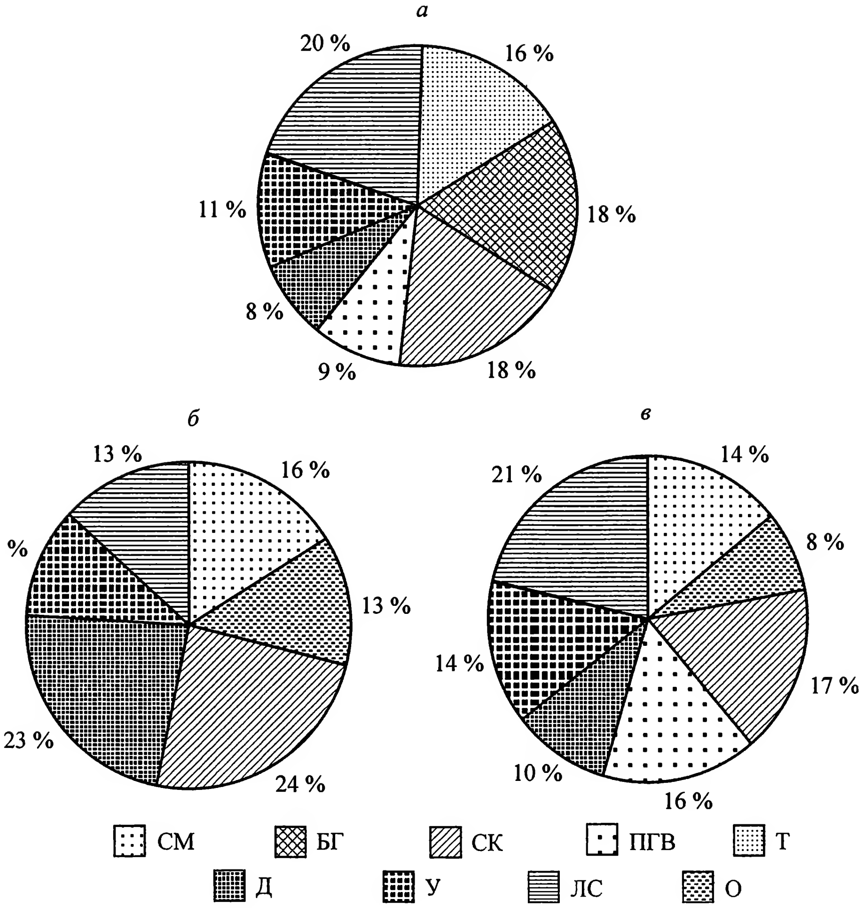


Рис. 3. Соотношение числа видов в разных энтопиях.

Обозначение высотных ступеней (*а*—*в*) то же, что и на рис. 1; энтопиев — то же, что и в табл. 1.

тоальпийских видов. Эти обстоятельства позволяют рассматривать подгольцовый пояс, скорее, как полосу, тяготеющую к гипсометрически вышележащей высотной ступени, расположенной в пределах гольцового пояса.

Нижний подпояс гольцового пояса занимает диапазон высот 350—550 м и охватывает ярус гор с наиболее крутыми склонами (45—50°, а в ряде случаев — до 60°). Часто склон представляет собой сплошную крупноглыбистую осыпь, где полностью отсутствуют даже небольшие щебнистые площадки, за которые могли бы «зацепиться» сосудистые растения. В этом подпоясе изменяется и энтопический спектр: выпадают энтопии мелкоземистых склонов-шлейфов, галечно-гравийные бугры с разреженными группировками и очень небольшие фрагменты выположенных поверхностей на низких останцовых грядах. В то же время здесь появляются энтопии осыпей, обычные при повсеместном развитии коллювиальных процессов на склонах. Кроме того, фрагменты выположенных поверхностей подгольцового пояса здесь замещаются покатыми террасами и пролювиальными веерами, которые по своим параметрам ближе всего (в этой высотной ступени) к горным аналогам плакоров.

Главный критерий выделения этого подпояса — «уход» ерника в небольшие западины-депрессии (6—8 м в диам.), где он так же, как и в нижележащей ступени,

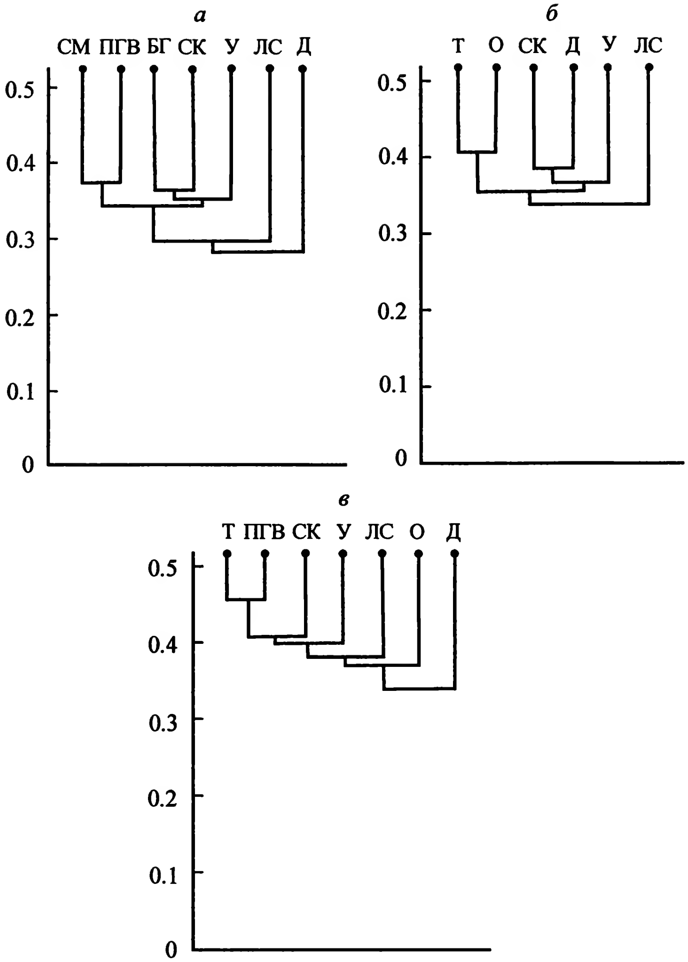


Рис. 4. Дендрограммы сходства флористического состава сосудистых растений разных энтопиев.

Обозначение высотных ступеней — то же, что и на рис. 1; энтопиев — то же, что и в табл. 1. По оси ординат — коэффициент Съеренсена—Чекановского.

образует заросли 25—30 см выс. Эти последние представляют собой хорошо выраженное на склонах всех экспозиций экстрапоясное явление (Малышев, 1977). Ложбины с ерником достигают высот 460—480 м, где выше полностью пропадают на крутых склонах. На пролювиальных веерах (обычно под уступами террас) иногда можно встретить очень низкие (8—10 см) кустики голубики, которые тянутся от подножия уступа на 2—4 м. Дальше голубика приобретает простратную форму, произрастая в одном ярусе с кустарничками *Arctous alpina* и *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*.

Видовой состав сосудистых растений существенно богаче подгольцового пояса: здесь отмечено 96 таксонов (табл. 2). В этом подпоясе увеличивается доля арктоальпийских (28 %), остается высокой роль арктических (22) и гипоаркто-монтанных (18 %) видов. Доля видов бореальной фракции примерно такая же, как и в подгольцовом поясе — 19 % (рис. 1, *б*). Спектр высокоактивных видов здесь шире, чем в нижележащей ступени: он насчитывает 5 таксонов. Высокую активность здесь сохраняют те же 2 вида, что и в подгольцовом поясе — *Bistorta elliptica* и *Salix arctica*.

Кроме них, в эту группу входят еще 3 вида: арктоальпийские *Minuartia arctica* и *Silene acaulis* и арктобореальный *Festuca ovina*. В группу среднеактивных входит 20 видов, среди них — арктоальпийские (*Carex rupestris*, *Pachypleurum alpinum*, *Thalictrum alpinum*) и арктические (*Cardaminopsis septentrionalis*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Silene paucifolia*). Для подпояса характерно наибольшее число видов, различным образом дифференцирующих эту высотную ступень. Из числа малоактивных видов (всего 14), имеющих здесь оптимум, можно назвать арктоальпийские (*Juncus trifidus*, *J. triglumis*, *Lloydia serotina*), арктические (*Oxytropis sordida*, *Tephroseris tundricola*, *Thymus paucifolius*, *Trisetum spicatum*), гипоаркто-монтанные (*Alopecurus pratensis* subsp. *borealis*, *Artemisia borealis*, *Carex fuscidula*, *Parnassia palustris* subsp. *neogaea*) и арктобореальные (*Carex parallela* subsp. *redowskiana*, *Sanguisorba officinalis*). Здесь же — наибольшее количество (9) эксклюзивных видов, относящихся к категории малоактивных: *Allium schoenoprasum*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Asplenium viride*, *Pedicularis amoena*, *Poa alpina*, *Ranunculus propinquus*, *Rhodiola quadrifida*, *Saussurea alpina*, *Solidago lapponica*. В активном ядре флоры подпояса преобладают арктоальпийские виды (28 %), им несколько уступают арктические, доля которых здесь возрастает до 24 %. Роль гипоаркто-монтанных видов здесь уменьшается (16 %), но в то же время в активное ядро флоры входят арктобореальные и арктобореально-монтанные (по 8 % каждая группа) (рис. 2, *б*). Таким образом, в спектре широтно-географических групп намечается некоторое изменение по сравнению с подгольцовым поясом, состоящее в основном в перераспределении видов неарктических фракций: доля арктической остается примерно на том же уровне, что и в нижележащей ступени (60 %), гипоарктической уменьшается до 24 %, а бореальной возрастает до 16 %.

Характерная особенность подпояса — локализация ряда арктобореальных видов на участках скопления снега (в том числе видов, отсутствовавших в подгольцовом поясе), это — *Asplenium viride*, *Festuca ovina*, *F. rubra* subsp. *rubra*, *Ranunculus propinquus*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea alpina*.

В этом подпоясе доминируют в основном арктоальпийские виды — *Carex rupestris* и *Minuartia arctica*. В горных аналогах плакоров их покрытие может достигать 7—10 %. Однако наибольшее покрытие эти растения имеют в экстра- и интрапоясных энтопиях: нивальных западинах и ложбинах стока. При этом в первом из них содоминируют виды, принадлежащие разным широтно-географическим группам: гипоарктическим, арктобореальным, арктоальпийским (*Betula nana*, *Festuca ovina*, *Juncus trifidus*), а во втором существенную роль начинают играть арктические виды (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Salix reptans*). Покрытие этих видов в разных случаях варьирует от 5—7 до 25—30 %, причем чаще всего оно наибольшее на пятнах 2.5—3.0 м в диам.

Значительное число видов — 62 (24 %) — сосредоточено на каменистых склонах, где в целом господствуют арктоальпийцы. Также довольно много видов — 58 (23 %) — в нивальных депрессиях, где находит себе убежище большинство видов, перешедших сюда из подгольцового пояса (в основном гипоарктические и арктобореальные). В то же время в ложбинах стока встречается значительно меньше видов, чем в подгольцовом поясе — 33 (13 %), что объясняется слабой представленностью этих энтопиев среди каменистых склонов. В горных аналогах плакоров — террасах — 40 видов, что составляет 16 % от общего числа видов данного подпояса (рис. 3, *б*). Наиболее тесная связь наблюдается в этом подпоясе между видовым составом сосудистых растений террас и осыпей — 0.41 (рис. 4, *б*), а также — каменистых склонов и нивальных депрессий — 0.39. Наиболее обособленными оказываются ложбины стока: уровень сходства их видового состава со всеми остальными энтопиями составляет 0.34.

С высоты 550 м начинается подпояс, который занимает бóльшую часть верхнего яруса горного массива Рай-Из. Простирается он до высоты 1100 м и характеризуется рядом флористических и фитоценотических черт, позволяющих рассматривать его как аналог широтной зоны арктических тундр (Игошина, 1966).[4] В этом подпоясе происходят изменения энтопического спектра и удельного веса тех или иных энтопиев. Особого развития здесь достигают поверхности гольцового выравнивания, на которых господствует крупноглыбистый элюво-коллювий с примесью щебня. Существенное значение имеют слабо покатые террасы (с углом наклона 2—7°). В этом подпоясе несколько сокращаются площади, занятые нивальными западинами и в то же время увеличивается значение нивальных уступов, формирующихся в зоне контакта поверхностей выравнивания разного гипсометрического уровня. Наличие субгоризонтальных поверхностей способствует формированию довольно развитых зон стока, которые здесь представляют собой широкие участки с пластовым стоком в слабо выраженных депрессиях.

Подпояс характеризуется выпадением из покрова многих гипоарктических и арктобореальных видов (*Campanula rotundifolia*, *Carex parallela* subsp. *redowskiana*, *Eriophorum angustifolium*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Poa pratensis*, *Ranunculus glabriusculus*, *Solidago lapponica*). В то же время в нижнюю часть этого подпояса заходят гипоарктические виды, как правило, теряющие здесь свои ценотические позиции: *Betula nana*, принимающая здесь строго простратную форму (отмечена на высоте 660 м), *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (встречена на высоте 760 м), *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* (поднимается до высоты 645 м). На высоте 650—660 м отмечены *Carex melanocarpa* и *Eriophorum vaginatum*, ряд видов встречен еще выше: на высоте 810 м — *Cerastium jenisejense*, 835 м — *Carex saxatilis* subsp. *laxa*.

В силу большой протяженности подпояса по вертикали ряд видов не достигает его верхних пределов. Те же растения, которые доходят до верхнего предела подпояса, теряют свою активность. Виды, преодолевающие высотный рубеж в 1000 м,[5] — арктоальпийские *Bistorta elliptica*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Eritrichium villosum*, *Juncus biglumis*, *Minuartia arctica*, *Myosotis asiatica*, *Saxifraga nivalis*, *Silene acaulis*, арктический *Salix reptans*. Кроме того, отмечено и 2 гипоарктических вида, поднимающиеся на эти высоты: *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Rumex acetosa* subsp. *lapponicus*.

В составе подпояса выявлено 72 вида (табл. 2). При общем уменьшении числа сосудистых растений по сравнению с нижележащим подпоясом здесь увеличивается доля арктических видов — до 26 %, доля видов гипоарктической фракции остается примерно на том же уровне, что и в нижнем подпоясе гольцового пояса (25), но значительно уменьшается доля бореальной (до 12 %) (рис. 1, *в*). Число и состав высокоактивных видов почти не меняются по сравнению с нижним подпоясом гольцового пояса: здесь только выпадает *Festuca ovina*. Зато в составе среднеактивных видов (из 18) происходят более существенные изменения: из этой группы полностью выпадают арктобореальные элементы, число арктоальпийцев уменьшается до 3 (*Juncus biglumis*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis oederi*), увеличивается число арктических, которых вместе с метаарктическими здесь 11 (*Cardaminopsis septentriona-*

---

[4] В упоминаемой работе К. Н. Игошина полагает, что этот подпояс тянется только до высоты 800 м, а выше переходит в подпояс разреженной растительности.

[5] Кроме видов верхнего подпояса гольцового пояса.

lis, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*, *Cochlearia arctica*, *Deschampsia borealis*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Poa alpigena* s. str., *P. alpigena* subsp. *colpodea*, *P. arctica*, *Salix reptans*). В число малоактивных видов, имеющих оптимум в этом подпоясе, входят *Minuartia rubella*, *Oxyria digyna*, *Pedicularis arctoeuropaea*, *Saxifraga hirculus*. Эксклюзивным для этого подпояса является один вид — арктический *Luzula nivalis*. Соотношение широтно-географических групп в активном ядре флоры этого подпояса следующее (рис. 2, *в*): преобладают виды арктические (45 %) и арктоальпийские (32), значительно уменьшается роль гипоаркто-монтанных (9) и гипоарктических (5 %). Бореальные виды в этом подпоясе в активное ядро флоры не входят. Таким образом, абсолютно господствует арктическая фракция (86 %) и незначительную роль играет гипоарктическая (14 %).

Бóльшая часть сосудистых растений приурочена к лишайниково-моховой дерновине, часто это клоны *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. rupestris*. В краевой, отмирающей, части лишайниково-мохового валика можно встретить рыхловатые дернинки и подушки *Minuartia arctica*, *Silene acaulis*. Отмечено довольно незначительное число видов, выходящих на пятна: это — небольшие шпалерки *Salix arctica* и *Dryas octopetala* subsp. *subincisa* (часто с отпрепарированными корешками). Единственный вид, довольно свободно себя чувствующий на пятнах, — *Deschampsia borealis*.

В среднем подпоясе гольцового пояса для ряда сообществ и разреженных группировок, формирующихся на разных энтопиях, характерны одни и те же доминанты. В сообществах поверхностей гольцóвого выравнивания, террас, каменистых склонов и нивальных уступов содоминируют преимущественно арктические *Deschampsia borealis*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*. В оптимальных условиях эти виды достигают покрытия 12—15 %, при этом характерно, что наибольшего обилия популяции этих видов достигают на участках пластового стока. В нескольких случаях здесь отмечены ковры осоки с покрытием до 60 %. Щучка особенно активна в нивальных уступах, где на участках «каменных мостовых» ее дернины образуют покрытие до 15—17 %. Гипоарктические виды (*Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) могут подниматься до высоты 800 м и выше, но уже нигде не сохраняют своих ценотических позиций. Они встречаются, как правило, в виде мелких одиночных шпалер. Исключением является осока *C. saxatilis* subsp. *laxa*: при покрытии 15—17 % она образует (вместе со мхами) крупные дерновины, тянущиеся на несколько метров.

В этом подпоясе, так же как и в нижележащем, достаточно хорошо проявляются свойства экстрапóясности. Но здесь энтопием, в котором сосредоточены виды (в основном, гипоарктические), выходящие в нижерасположенном подпоясе на горные аналоги плакоров, являются уже не нивальные западины, а ложбины и участки с пластовым стоком.

По числу видов в среднем подпоясе гольцового пояса наиболее богаты (так же, как и в подгольцовом) ложбины стока: здесь сосредоточено 45 видов (21 %). Несколько меньше видов на каменистых склонах — 37 (17 %). На горных аналогах плакоров — поверхностях выравнивания — отмечено 34 (16 %), наименьшее число — на осыпях (17 или 8 %) (рис. 3, *в*). В этом подпоясе прослеживается только одна достаточно тесная группа, объединяющая видовой состав сосудистых растений террас и поверхностей гольцового выравнивания: уровень сходства в ней составляет 0.46. К этой группе последовательно присоединяются другие в следующем порядке: каменистые склоны (0.41), уступы (0.40), ложбины стока (0.38), осыпи (0.37), нивальные депрессии (0.34) (рис. 4, *в*).

В верхней части подпояса уже реже встречаются более или менее сомкнутые мохово-лишайниковые валики, чаще это — отдельные дерновины. Здесь довольно активны клоны осоки *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*, которые вместе с моховыми коврами образуют дерновины серповидный и кулисообразной формы. Такие изменения происходят начиная с высоты 800—850 м. Некоторые сосудистые растения (в основном арктоальпийские и арктические виды) выпадают в диапазоне высот 700—900 м. Отметим верхний предел распространения ряда видов: 720 м — *Dianthus repens*, 770 м — *Carex rupestris*, 810 м — *Arctagrostis latifolia*, 830 м — *Armeria maritima*, *Bistorta vivipara*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Lloydia serotina*, *Luzula nivalis*, *Oxyria digyna*, *Pedicularis arctoeuropaea*, *Poa arctica*, 850 м — *Koeleria asiatica*, 900 м — *Pedicularis oederi*. В высотном диапазоне 900—1100 м имеет оптимум метаарктический вид *Minuartia rubella* (единично встречается и ниже, на высотах 500—600 м). Эти факты позволяют разделить средний подпояс гольцового пояса на 2 полосы и при этом верхнюю рассматривать как обедненный вариант всего подпояса. Здесь же отметим, что подобные варианты В. Б. Куваев (1985) относит к особой категории высокогорных тундр, рассматривая их как переходные между собственно горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями. В этой полосе Рай-Иза несколько видоизменяется энтопическая структура территории, в частности, полностью выпадают серпентинитовые осыпи, нивальные депрессии, резко сокращается доля ложбин с пластовым стоком и в то же время усиливается роль поверхностей выравнивания. Нижнюю границу ее можно условно провести по отметке 830 м.

С высоты 1100 м происходят существенные изменения во флористическом составе и структуре растительности, при этом меняется и энтопическая структура территории. В этом подпоясе сохраняется всего 2 типа энтопиев из всего спектра, представленного в нижележащих ступенях: поверхности гольцового выравнивания и нивальные уступы. В ландшафте абсолютно господствуют первые, которые тянутся на сотни метров и представляют разные уровни плато Рай-Из. Те участки, где может существовать высшая растительность (сосудистые и мхи) — это щебнистые площадки, «зажатые» между каменистыми развалами и россыпями.

Господство процессов морозной планации на определенных высотах и как следствие этого преобладание в рельефе каменистых россыпей с эпилитными лишайниками рассматривается в литературе как признак упомянутого выше особого пояса — холодных каменных или холодных гольцовых пустынь (Куваев, 1961, 1985; Горчаковский, 1975; Горчаковский, Шиятов, 1985). Поиск подходов к выделению такого особого пояса в субарктических высокогорьях вызвал в свое время полемику между В. Б. Куваевым и Б. А. Юрцевым (Юрцев, 1964), в ходе которой последний предложил свои критерии выделения высотных поясов (подпоясов), основываясь на представлении о горных аналогах плакоров. Используя этот критерий применительно к горному массиву Рай-Из, мы считаем, что делать выводы о наиболее существенных признаках верхних высотных ступеней можно на основе только той растительности, которая формируется на редких суглинисто-щебнистых площадках в «разрывах» каменных россыпей и, при этом — на горизонтальных или субгоризонтальных поверхностях. Попутно отметим, что другой автор, выделяющий особый пояс горно-каменистых пустынь, — Л. В. Шумилова (1962) — полагает, что такой пояс можно считать климатически обусловленным только в условиях высоких ровных плато. Что же касается собственно крупнообломочного элюво-делювия, безраздельно господствующего на уплощенных вершинах массива Рай-Из, независимо от того, в какой мере он освоен лишайниками, то, как справедливо отмечает ряд авторов (Юрцев, 1964; Колесников, 1969), такие россыпи можно встретить и в нижележащих высотных ступенях, вплоть до лесного пояса.[6]

Наиболее важные признаки, характеризующие этот подпояс (верхний подпояс гольцового пояса), — распадение фрагментов растительного покрова (семиагрегаций) на отдельные, изолированные особи и полное выпадение из покрова осоки *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*. Поднимаясь по пологим вершинам массива Рай-Из, можно видеть, как постепенно распадаются крупные клоны осоки — часто с дерновинами мхов и небольшими подушками *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum* — на небольшие куртины, уже не сопровождаемые другими растениями. По относительной высоте это небольшая полоса, около 50 м (1050—1100 м), но поскольку уклон поверхности здесь не превышает 2—3°, эта полоса растянута по плато на несколько сотен метров и тем самым представляет собой довольно обширный экотон. В таком экотоне постоянно чередуются фрагменты горно-тундровой арктической и гольцово-пустынной растительности.

В этом подпоясе происходит резкое изменение уровня видового богатства сосудистых растений по сравнению с нижерасположенной ступенью: здесь представлено всего 7 видов, из которых 6 относятся к арктическим и один — к метаарктическим. Таким образом, число видов сосудистых уменьшается по сравнению со средним подпоясом гольцового пояса в 10 раз (по сравнению с верхней полосой этого подпояса — в 7 раз). Виды, определяющие облик растительного покрова подпояса, — арктические *Deschampsia borealis*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*, *Cochlearia arctica*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*. Их можно отнести к категории среднеактивных (постоянны, по меньшей мере, на одном из энтопиев — поверхностях выравнивания). Виды, заходящие из нижележащего подпояса и встречающиеся довольно редко, также принадлежат арктической фракции: *Cardaminopsis septentrionalis*, *Minuartia rubella*, *Salix arctica*. Они являются малоактивными или даже неактивными. Помимо общего обеднения состава происходит и изменение спектра жизненных форм сосудистых растений, в частности, полностью выпадают кустарники и кустарнички (*Salix reptans*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*).

В растительном покрове преобладают разреженные группировки с покрытием, едва превышающем 4—5 %. Характерны мелкие, изолированные дерновины, миниатюрные подушки и розетки. На щебнистых площадках (собственно горные аналоги плакоров) можно встретить отдельные дерновины щучки (до 15 см в диам.), миниатюрные подушечки *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum* (иногда — не более 2—3 см в диам.). В зоне ветровой тени крупных глыб, т. е. на нивальных уступах, чаще встречаются очень мелкие розетки *Cochlearia arctica*. Дерновины щучки часто отмирают в их центральной части, иногда можно наблюдать скопления мелких дерновин, образующих круги 25—30 см в диам.

Ординация энтопиев и сосудистых растений. Ординация энтопиев по факторам увлажненности и заснеженности по методу Л. Г. Раменского (1971) позволила установить нижеследующие ряды по возрастанию значения этих факторов. В подгольцовом поясе по фактору увлажненности выявлен ряд БГ—У—СК—ПГВ—СМ—ЛС,[7] по фактору заснеженности — БГ—ПГВ—СМ—ЛС—СК—У—Д, в нижнем подпоясе гольцового пояса это ряды: О—Т—У—СК—ЛС (увлажненность),

---

[6] Конечно, наличие сплошных каменистых россыпей на поверхностях выравнивания, как следствие морозной планации, определяется в конечном счете климатической обстановкой в определенном высотном диапазоне, которая же является и основной причиной изменения растительности. Но все-таки наличие таких россыпей — косвенный, в данном случае геоморфологический критерий.

[7] Расшифровка энтопиев дана в табл. 1.

О—Т—ЛС—У—СК—Д (заснеженность), в среднем подпоясе: О—СК—У—Т—ПГВ—ЛС (увлажненность), ПГВ—Т—ЛС—У—СК—Д (заснеженность). В нескольких рядах опущены некоторые энтопии. Связано это с тем, что такие энтопии характеризуются ярко выраженным максимумом другого фактора, чем тот, на основе которого строится данный ряд. Так, во всех рядах по фактору увлажнения выпущен энтопий Д, индицирующий максимальную степень заснеженности: положение этого энтопия по отношению к фактору увлажнения остается неясным. В ряду заснеженности среднего подпояса гольцового пояса опущен энтопий О; это связано с тем, что снегонакопление на осыпях весьма фрагментарно, эпизодично (часть снега может сходить в течение зимы в виде лавин). Для верхнего подпояса гольцового пояса ординация не проведена из-за крайне малого числа оставшихся здесь энтопиев и видов, что делает сопоставление распределения оптимумов видов данного подпояса с другими невозможным.

Проведенная ординация энтопиев явилась основой для ординации сосудистых растений, которая представлена как положение оптимума вида (точка) в экологическом пространстве двух факторов. Сравнение положения таких оптимумов на осях увлажненности и заснеженности показывает следующее. Для подгольцового пояса (рис. 5) характерно наиболее «рыхлое» распределение с наибольшими расстояниями между отдельными видами и группами. Здесь выделяется 2 «компактные» группы: сухих и малоснежных (*Alyssum obovatum*, *Armeria maritima*, *Artemisia borealis*, *Koeleria asiatica* — левый нижний угол координатной схемы) и влажных и относительно малоснежных местоположений (*Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *Eriophorum vaginatum*, *Pedicularis arctoeuropaea*, *Salix reptans*, *Saxifraga hirculus* — правая часть схемы). Прослеживается 2 последовательности видов, занимающих промежуточное положение между этими группами. Градиент увлажненности характеризуется следующим рядом (по возрастанию значения фактора): *Dryas octopetala* subsp. *subincica*—*Oxytropis sordida*—*Ledum palustre* subsp. *decumbens*—*Festuca rubra* subsp. *rubra*—*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*—*Andromeda polifolia* subsp. *pumila*—*Arctagrostis latifolia*. Ряд видов по градиенту заснеженности: *Castilleja arctica*—*Thymus paucifolius*—*Cardaminopsis septentrionalis*—*Silene paucifolia*—*Myosotis asiatica*—*Campanula rotundifolia*—*Oxyria digyna*. Полюс оси заснеженности занимает *Pachypleurum alpinum*. В этом подпоясе еще очень слабо намечается скопление видов, занимающих центральное положение на схеме, т. е. соответствующих средним значениям заснеженности и увлажненности: представлено оно видами *Bistorta elliptica*, *Deschampsia borealis*, *Pedicularis oederi*, *Poa alpigena*. В наименьшей степени освоена растениями часть экологического пространства, соответствующая наиболее заснеженным и увлажненным условиям. Можно отметить 3 вида, которые пытаются «выйти» в эту часть пространства: *Betula nana*, *Calamagrostis neglecta*, *Thalictrum alpinum*.

Нижний подпояс гольцового пояса (рис. 6) характеризуется несколько более компактным распределением оптимумов видов по сравнению с нижележащей ступенью. Здесь частично сохраняется группа видов гигроморфных местоположений, в которую входят *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Juncus triglumis*. В то же время эту группу покидают виды, входящие в нее в подгольцовом поясе: *Pedicularis arctoeuropaea*, *Salix reptans*, *Saxifraga hirculus*. Связано это с тем, что в нижнем подпоясе гольцового пояса эти виды тяготеют к более заснеженным участкам. Почти полностью распадается группа сухих и бесснежных местоположений, здесь остается только один вид — *Artemisia borealis*. В этом подпоясе намечаются 2 последовательности видов: от влажного и малоснежного полюса к умеренно влажному и многоснежному (от правой нижней части схемы к левой верхней) и от

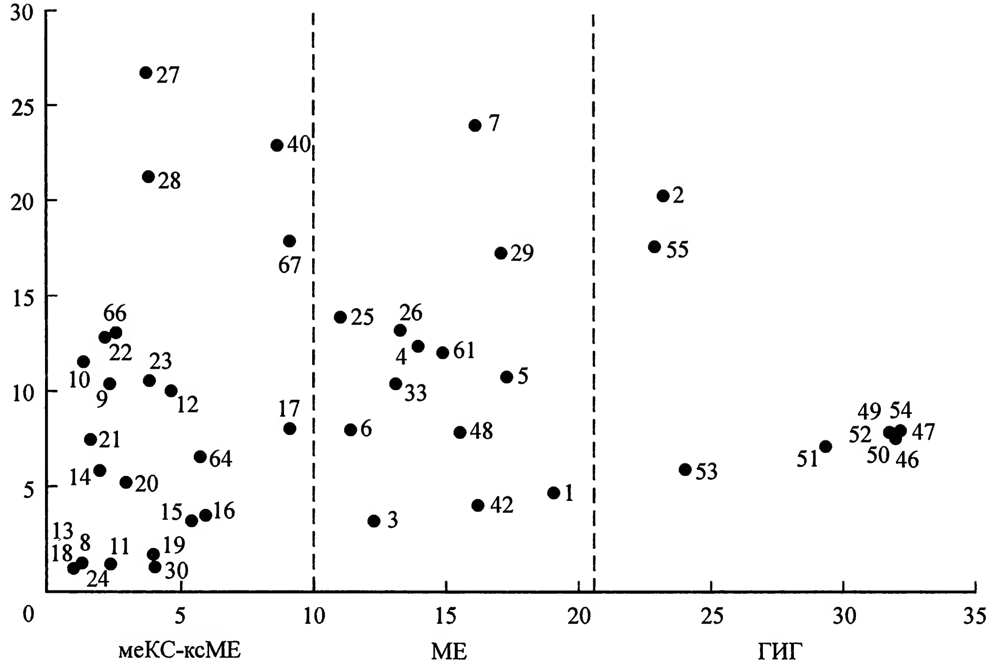


Рис. 5. Распределение сосудистых растений подгольцового пояса по градиентам заснеженности и увлажненности.

Здесь и на рис. 6, 7 обозначены виды: 1 — *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, 2 — *Betula nana*, 3 — *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, 4 — *Bistorta elliptica*, 5 — *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, 6 — *Salix arctica*, 7 — *Thalictrum alpinum*, 8 — *Alyssum obovatum*, 9 — *Cardaminopsis septentrionalis*, 10 — *Silene paucifolia*, 11 — *Dryas octopetala* subsp. *sibincisa*, 12 — *Silene acaulis*, 13 — *Artemisia borealis*, 14 — *Castilleja arctica*, 15 — *Carex rupestris*, 16 — *Dianthus repens*, 17 — *Minuartia arctica*, 18 — *Koeleria asiatica*, 19 — *Oxytropis sordida*, 20 — *Saxifraga spinulosa*, 21 — *Thymus paucifolius*, 22 — *Myosotis asiatica*, 23 — *Festuca rubra* subsp. *arctica*, 24 — *Armeria maritima*, 25 — *Pedicularis oederi*, 26 — *Poa alpigena* s. str., 27 — *Pachypleurum alpinum*, 28 — *Oxyria digyna*, 29 — *Lagotis glauca* subsp. *minor*, 30 — *Saxifraga nivalis*, 31 — *Tephroseris tundricola*, 32 — *Eritrichium villosum*, 33 — *Cerastium jenisejense*, 34 — *Poa arctica*, 35 — *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, 36 — *Carex fuscidula*, 37 — *Sanguisorba officinalis*, 38 — *Alopecurus pratensis* subsp. *alpestris*, 39 — *Juncus trifidus*, 40 — *Festuca ovina*, 41 — *Asplenium viride*, 42 — *Festuca rubra* subsp. *rubra*, 43 — *Poa alpina*, 44 — *Ranunculus propinquus*, 45 — *Solidago lapponica*, 46 — *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, 47 — *Salix reptans*, 48 — *Rumex acetosa* subsp. *lapponicus*, 49 — *Saxifraga hirculus*, 50 — *Pedicularis arctoeuropaea*, 51 — *Arctagrostis latifolia*, 52 — *Eriophorum vaginatum*, 53 — *Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, 54 — *Eriophorum angustifolium*, 55 — *Calamagrostis neglecta*, 56 — *Eriophorum scheuchzeri*, 57 — *Juncus triglumis*, 58 — *Juncus biglumis*, 59 — *Cerastium regelli* subsp. *caespitosum*, 60 — *Cochlearia arctica*, 61 — *Deschampsia borealis*, 62 — *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, 63 — *Minuartia rubella*, 64 — *Carex melanocarpa*, 65 — *Parnassia palustris* subsp. *neogaea*, 66 — *Campanula rotundifolia*, 67 — *Poa pratensis*, 68 — *Allium schoenoprasum*.

По оси ординат — взвешенные значения постоянства видов по градиенту заснеженности, по оси абсцисс — взвешенные значения постоянства видов по градиенту увлажненности. Увеличение степени заснеженности по оси ординат — снизу вверх, степени увлажненности по оси абсцисс — слева направо. Вертикальные пунктирные линии разделяют область экологического пространства по фактору увлажненности на части с преобладанием: меКС — мезоксерофитов, ксМЕ — ксеромезофитов, МЕ — мезофитов, гигМЕ — гигромезофитов, меГИГ — мезогигрофитов, ГИГ — гигрофитов.

сухого малоснежного — к умеренно влажному и умеренно заснеженному (от левой нижней части схемы к центральной). Первая из них: *Juncus biglumis—Andromeda polifolia* subsp. *pumila—Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica—Cerastium jenisejense—Festuca rubra* subsp. *rubra—Eritrichium villosum—Sanguisorba officinalis—Solidago lapponica*, вторая: *Koeleria asiatica—Thymus paucifolius—Carex fuscidula—Dianthus repens — Myosotis asiatica—Armeria maritima—Festuca rubra* subsp. *arctica—Lagotis glauca* subsp. *minor—Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*.

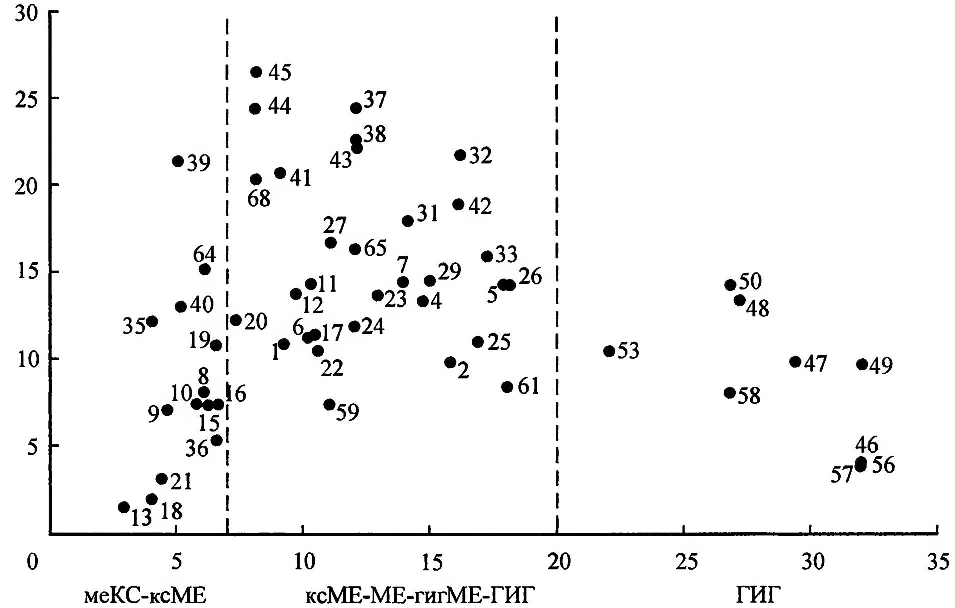


Рис. 6. Распределение сосудистых растений нижнего подпояса гольцового пояса по градиентам заснеженности и увлажненности.

Обозначение видов, осей и пунктирных линий то же, что и на рис. 5.

Для среднего подпояса гольцового пояса (рис. 7) характерно значительное сужение экологического пространства сосудистых растений. Здесь сохраняется группа видов влажных и относительно малоснежных местоположений: *Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Arctagrostis latifolia*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *Eriophorum vaginatum*. Гораздо более резко, чем в нижерасположенной ступени, обозначается

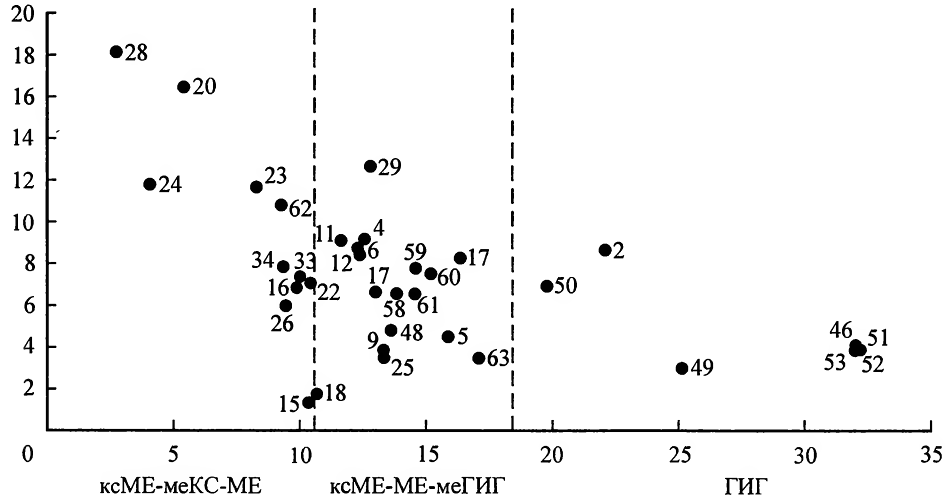


Рис. 7. Распределение сосудистых растений среднего подпояса гольцового пояса по градиентам заснеженности и увлажненности.

Обозначение видов, осей и пунктирных линий то же, что и на рис. 5.

последовательность видов от влажных и малоснежных к умеренно увлажненным и заснеженным местоположениям: *Saxifraga hirculus—Pedicularis arctoeuropaea—Salix reptans—Lagotis glauca* subsp. *minor—Saxifraga spinulosa—Oxyria digyna*. В этом подпоясе наблюдается значительное сближение оптимумов видов, которые ниже довольно далеко отстоят друг от друга. При этом образуются группы, довольно тесно сближенные между собой и образующие скопления в части экологического пространства, соответствующей умеренно увлажненным и малоснежным местоположениям. Можно отметить следующие группы: *Carex rupestris—Koeleria asiatica* (в нижнем подпоясе гольцового пояса *Carex rupestris* предпочитает микрохионные местоположения и поэтому на схеме расположена несколько выше, чем *Koeleria asiatica*, приуроченная к ахионным местоположениям), *Cardaminopsis septentrionalis—Pedicularis oederi* (в нижележащей ступени *Pedicularis oederi* проявляет некоторое тяготение к правой части схемы, где усиливается фактор заснеженности), *Minuartia arctica—Deschampsia borealis—Juncus biglumis* (ниже 2 последних вида «уходят» в правую часть схемы, соответствующую более влажным условиям), *Dianthus repens—Myosotis asiatica—Cerastium jenisejense* (в нижнем подпоясе гольцового пояса эти виды являются вехами градиентам условий от сухих и малоснежных к умеренно заснеженным и умеренно увлажненным условиям и находятся соответственно в разных частях экологического пространства).

В целом можно констатировать, что в среднем подпоясе гольцового пояса происходят распадение экологических групп видов, характерных для нижерасположенных высотных ступеней, и формирование новых групп. В этих последних присутствуют виды, которые ниже значительно разобщены в экологическом пространстве. Особенно заметно это проявляется в отношении видов к фактору увлажненности. Так, в одной группе могут встречаться мезофиты (*Cardaminopsis septentrionalis*) и мезогигрофиты (*Pedicularis oederi*), в другой — ксеромезофиты (*Minuartia arctica*), мезофиты (*Deschampsia borealis*) и мезогигрофиты (*Juncus biglumis*). Необходимо отметить, что в подгольцовом поясе экологическое пространство видов по факторам увлажненности и заснеженности еще достаточно отчетливо разделено в отношении видов, имеющих разную экологию. В первую очередь это относится к части пространства, соответствующей максимальной увлажненности (правая часть схемы на рис. 5). Здесь обособлены виды и группы видов гигро- и мезогигрофитов (*Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *Eriophorum angustifolium*, *Pedicularis arctoeuropaea*, *Salix reptans*, *Saxifraga hirculus*). Средняя часть схемы — это область господства мезофитов (*Bistorta elliptica*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Cerastium jenisejense*, *Deschampsia borealis*, *Festuca rubra* subsp. *rubra*, *Poa alpigena*, *Salix arctica*). В левой части схемы, соответствующей наиболее ксероморфным условиям, сосредоточены в основном ксеромезофиты (*Artemisia borealis*, *Campanula rotundifolia*, *Carex melanocarpa*, *Castilleja arctica*, *Festuca ovina*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga nivalis*, *Silene paucifolia*), кроме того, в этой части схемы представлены ксерофиты (*Alyssum obovatum*) и мезоксерофиты (*Carex rupestris*, *Dianthus repens*, *Thymus paucifolius*). В отношении к снежному покрову также можно условно выделить 3 области экологического пространства. При этом достаточно хорошо выявляются группы гемихионофитов (*Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Thalictrum alpinum*) и хионофобов-гемихионофобов (крайняя нижняя часть схемы): *Alyssum obovatum*, *Artemisia borealis*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Koeleria asiatica*, *Oxytropis sordida*, *Saxifraga nivalis*. Все остальные виды — а это бо́льшая часть сосудистых растений подгольцового пояса (выведенных на схему в рис. 5) — относятся к категории нейтральных по отношению к снегу. В нижнем подпоясе гольцового пояса (рис. 6) происходит уже некоторое сближение оптимумов видов, а некоторые виды существенно меняют свое положение в экологическом пространстве. Так, в этом подпоясе *Pachypleurum alpinum* «сдвигается» по оси заснеженности в среднюю часть схемы, а полюс оси заснеженности занимают такие виды, как *Ranunculus propinquus*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago lapponica*. В центральной части экологического пространства среднего подпояса гольцового пояса, как отмечено выше, происходит уже окончательное распадение сложившихся в подгольцовом поясе экологических групп.

Обсуждение

Особенности распределения сосудистых растений на гипербазитах массива Рай-Из позволяют наметить некоторые общие закономерности поясно-энтопического распределения видов на градиенте от подгольцового пояса к среднему и далее к верхнему подпоясу гольцового. К таким закономерностям можно отнести постепенное понижение доли гипоарктической и повышение доли арктической фракции видов в активном ядре флор, сближение оптимумов видов, переход основной массы видов в часть экологического пространства, соответствующую малоснежным и среднедренированным местоположениям, формирование рядов видов последовательности от наиболее увлажненных и малоснежных к умеренно увлажненным и многоснежным местоположениям. Кроме того, необходимо отметить особую роль нивальных депрессий, «собирающих» экстрапоясную растительность, и ложбин стока, являющихся интрапоясным энтопием, в котором находят убежище виды различных широтно-географических групп.

Существенные изменения в соотношении таких групп и фракций при подъеме в горы подтверждают правомерность проведенного нами сопоставления высотных подпоясов субарктических гор с широтными подзонами тундровой зоны. Однако с полным основанием это можно отнести только к активному ядру флоры, т. е. видам, осваивающим бóльшую часть спектра энтопиев или имеющих высокие значения постоянства на нескольких энтопиях (высоко- и среднеактивным). В горном массиве Рай-Из на градиенте от подгольцового пояса к нижнему подпоясу гольцового значительно уменьшается количество видов гипоарктической фракции, в верхних высотных ступенях в активном ядре флоры почти безраздельно господствуют виды арктической фракции, а среди них — виды собственно арктические. Что же касается соотношения широтно-географических групп и фракций во всей флоре высотных ступеней, то здесь ситуация несколько иная. При переходе от подгольцового пояса к верхним подпоясам гольцового существенного изменения в соотношении широтно-географических групп и фракций не происходит. Отмечено лишь незначительное увеличение доли видов арктической фракции (при том, что лидерство в ней во всех высотных ступенях, кроме верхнего подпояса гольцового пояса, принадлежит арктоальпийским видам) при остающейся неизменной доле видов гипоарктической. В целом это существенно отличает высотную поясность субарктических гор от зональности тундровой безлесной области, где на градиенте от южных к арктическим тундрам происходят значительные изменения в соотношении широтно-географических групп, в частности резко уменьшается число гипоарктических видов при переходе от типичных к арктическим тундрам.

Одна из возможных причин сближения оптимумов видов в верхних высотных ступенях и распадения экологических групп, характерных для подгольцового пояса, — нивелирование параметров абиотической среды, присущих разным энтопиям по мере подъема в горы. Необходимо отметить, что при очень жестком прессе геохимической составляющей субстратов — высокого удельного веса во всех типах поверхностных отложений соединений магния, а также никеля, кобальта и хрома — тенденции к нивелированию среды проявляются уже у подножия горных склонов, находящихся в подгольцовом поясе на высотах 200—250 м. В этих условиях основные различия среды, в первую очередь высотно-поясная дифференциация, определяются гидротермическим режимом (Григорьев, 1956), к которому можно отнести изменение температуры с высотой, снего-ветровой режим, увлажнение поверхностных горизонтов грунта. Довольно жесткие климатические условия верхних уровней гор, в частности постоянное нахождение всех высотных уровней выше 800—900 м в полосе туманов и облачности,[8] приводят к тому, что здесь значительно уравнивается продолжительность вегетационного периода на нивальных и всех остальных энтопиях. Для первых характерен крайне длительный период схода снега, для вторых — бесснежных — крайне низкие температуры воздуха в начале лета и, кроме того, частые туманы. В обоих случаях результирующая таких условий проявляется не в отношении растений к снегу (хионофильности-хионофобности), а в исключительно коротком вегетационном периоде с такой характерной чертой, как постоянный подток холодной воды (Матвеева, 2002).

При продвижении с юга на север в тундровой зоне, особенно в подзоне арктических тундр, выявляется феномен ослабления биотопической привязанности видов (Чернов, Матвеева, 1979), которое можно трактовать как расширение топического диапазона или экологической амплитуды видов. Нечто сходное можно наблюдать и при подъеме в горы. Однако в рассматриваемом нами горном массиве Рай-Из полной аналогии с широтными подзонами не наблюдается. Такой вывод мы делам на основе подсчета числа видов, относящихся к активному ядру флоры, т. е. осваивающих максимально возможный в каждом подпоясе спектр энтопиев. Можно было бы ожидать, что число таких видов в верхних высотных ступенях должно увеличиваться. При переходе от подгольцового пояса к нижнему подпоясу гольцового действительно увеличивается число видов, расширяющих свой диапазон (из числа высоко- и среднеактивных видов), с 13 до 25. Но далее при переходе к среднему подпоясу гольцового пояса эта тенденция нарушается: число видов с широким топическим диапазоном не увеличивается, а, наоборот, даже уменьшается до 22. Чем же вызвано такое явление? По-видимому, существенное значение имеет упомянутое выше нивелирование среды в отношении геохимического фактора, которое проявляется с высоты 250 м. Это обстоятельство значительно уравнивает энтопии с точки зрения возможного их освоения сосудистыми растениями. Происходит это уже в нижнем подпоясе гольцового пояса, а выше, т. е. в среднем подпоясе этого же пояса, ситуация с энтопиями не меняется. Общее их число остается примерно таким же, что и в нижележащем подпоясе, и хотя общее количество уменьшается, резкого усиления ландшафтной активности оставшихся видов (закономерность, проявляющаяся в широтной подзоне тундровой зоны) не происходит. Наряду с геохимическим фактором существенное значение здесь имеет и эдафический: наличие сплошных элювиально-делювиальных крупноглыбистых чехлов, часто — довольно подвижных вследствие интенсивных процессов выветривания и морозной планации, что препятствует формированию фрагментов какой бы то ни было растительности даже на субгоризонтальных участках.

---

[8] По данным метеостанций Рай-Из (870 м) и Полярный Урал (178 м), летние (июль—август) температуры воздуха на этих высотах по сравнению с подножием склонов ниже в среднем на 4°, причем в начале сентября они могут падать до 0°, количество осадков в эти же месяцы больше на 35 мм (Справочник.., 1965, 1968).

Господство сплошных каменистых россыпей на всех высотных уровнях способствует формированию еще одного существенного фактора в освоении сосудистыми растениями ландшафта рассматриваемого горного массива. Как известно, в широтных подзонах южных и типичных тундр фактором, во многом лимитирующим расселение сосудистых растений, является сплошной моховый покров. Но в рассматриваемом нами горном массиве такой покров в нижних ступенях, соответствующих этим подзонам, представлен крайне фрагментарно. Господство каменистых осыпей и россыпей — главный фактор, препятствующий его формированию и, как следствие этого, способствующий несколько более широкому расселению сосудистых растений по энтопиям в нижнем подпоясе гольцового пояса (а именно эта ступень соответствует подзоне типичных тундр, которую иногда называют подзоной кустарничково-моховых тундр!). Именно здесь — наибольшее число активных видов (при наибольшем числе сосудистых вообще). В среднем подпоясе гольцового пояса мхов несколько больше, чем в нижнем, но, по-видимому, это не является существенным фактором, влияющим на разнообразие сосудистых. Число последних здесь уменьшается, но это всецело определяется ужесточением климатических условий — причиной, являющейся общей как для северных подзон тундровой зоны, так и для верхних подпоясов гольцового пояса. В целом же можно сделать вывод, что характерное явление подзоны арктических тундр — расширение топического диапазона сосудистых растений — в гольцовом поясе проявляется уже в нижнем его подпоясе (соответствующем подзоне типичных тундр). В среднем подпоясе, как отмечено выше, топический диапазон видов еще более расширяется, но это происходит на фоне уменьшения числа таких видов.

Во всех высотных ступенях (на схемах рис. 5—7) область пространства, соответствующая условиям высокой влажности и многоснежности, является совершенно пустой, а ряд видов, как отмечено выше, «выстраивается» вдоль оси от наиболее увлажненных и малоснежных к умеренно увлажненным и многоснежным местоположениям. Особенно это характерно для среднего подпояса гольцового пояса. По-видимому, такое явление свойственно только горным территориям, где существенная доля в процессе схода снега принадлежит не таянию, а испарению. При этом, чем больше высота над уровнем моря, тем его роль в сходе снега усиливается; при низких температурах лета этот процесс может растягиваться на довольно долгое время. В результате — резкое сокращение продолжительности вегетационного периода и полное отсутствие экологической группы видов, которую можно было бы рассматривать как нивальную.

Обращает на себя внимание то, что группа видов влажных местоположений является относительно обособленной в нижнем подпоясе гольцового пояса (присоединяется ко всем остальным самой последней — на уровне сходства 0.34). В подгольцовом поясе и среднем подпоясе гольцового таковой является группа видов депрессий и западин со снегом (уровень сходства с остальными группами 0.28 и 0.34 соответственно). В то же время анализ распределения видов показал, что в энтопии ложбин стока формируется своя экологическая группа видов с примерно сходным отношением к фактору среды (в данном случае — увлажненности), а в депрессиях со скоплением снега такой группы нет: здесь «собираются» вместе виды, характеризующиеся весьма различным отношением к фактору среды (как увлажненности, так и заснеженности). В первом из этих случаев имеет место интрапоясное явление, а во втором — экстрапоясное. Правило предварения, разработанное В. В. Алехиным (1951) применительно к широтно-зональному ряду растительности определенных ландшафтных позиций (в нашем случае — энтопиев, в число которых входят и плакоры), проявляется и в высотно-поясном ряду. При переходе от гипсометрически более высоких ступеней к более низким таким предваряющим энтопием будут нивальные западины. В среднем подпоясе гольцового пояса в них находят убежище гипоарктические виды, которые здесь достигают верхнего предела своего распространения. При переходе от подгольцового пояса к нижнему подпоясу гольцового, т. е. в направлении снизу вверх, также наблюдается явление предварения. Здесь соответствующим (предваряющим) энтопием являются галечные бугры, «несущие» довольно большое количество арктических видов (*Cardaminopsis septentrionalis*, *Castilleja arctica*, *Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Koeleria asiatica*, *Oxytropis sordida*, *Silene paucifolia*). В нижнем подпоясе гольцового пояса этот энтопий выпадает, а арктические виды распределяются по другим, относительно сухим местоположениям: террасам (горные аналоги плакоров), осыпям, частично — крупнокаменистым склонам. Исходя из того, что явление предварения в отношении нивальных энтопиев проявляется в 3 высотных ступенях, этот тип энтопиев можно отнести к категории экстраэврипоясных. Во втором случае — энтопиев приречных галечных бугров — имеет место явление экстрастенопоясности.

В среднем подпоясе гольцового пояса происходит не только появление такого энтопия, как поверхности гольцового выравнивания (в подгольцовом поясе доля этого энтопия в ландшафте крайне мала), но и резкое возрастание доли площади, занимаемой им. Последнее, однако, влечет за собой лишь незначительное повышение активности видов, предпочитающих этот тип энтопиев. При этом такие арктические метаарктические виды, как *Cochlearia arctica*, *Poa alpigena* s. l., *P. arctica*, *Salix reptans*, несколько расширяют свой топический диапазон, а на некоторых энтопиях — и значение постоянства. Кроме того, для ряда арктических видов, таких как *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitocum*, *Deschampsia borealis*, характерно незначительное повышение обилия. В то же время максимальные значения обилия эти виды имеют в интра- и экстрапоясных энтопиях: на участках пластового стока, в нивальных западинах и уступах. Таким образом, не горные аналоги плакоров, которые в среднем подпоясе гольцового пояса представлены очень широко, а ложбины стока являются основной «ареной» повышения (хотя и весьма незначительного) активности арктических и метаарктических видов. В этих энтопиях представлены виды всех широтно-географических групп и фракций, причем виды собственно арктические есть в этом энтопии и в подгольцовом поясе, а гипоарктические, наоборот, — в среднем подпоясе гольцового пояса. Сосудистые растения находят в ложбинах стока наиболее благоприятные для себя условия во всех высотных ступенях. Причина этого в том, что здесь в наименьшей степени проявляется интенсивное летнее иссушение верхних горизонтов почв, поскольку имеет место слабый намыв суглинистой фракции грунта в отличие от всех остальных энтопиев. Принимая во внимание то, что в ложбинах стока находят убежище как виды, не выходящие в смежных подпоясах на горные аналоги плакоров, так и виды, выходящие на таковые, а также то, что такой, «смешанный», характер растительности ложбин присущ всем высотным ступеням, этот тип энтопиев можно рассматривать как интра-экстраэврипоясный.

Во всех выявленных нами высотных ступенях видовой состав сосудистых, соответствующих горным аналогам плакоров, входит в кластеры с наиболее высоким уровнем сходства с другими группами. Так, в подгольцовом поясе состав сосудистых растений поверхностей гольцового выравнивания (горные аналоги плакоров) проявляет сходство на уровне 0.37 с таковым на мелкоземистых склонах. То же самое наблюдается в нижнем подпоясе (сосудистые растения террас и осыпей «связаны» на уровне сходства 0.41) и среднем подпоясе гольцового пояса (между поверхностями гольцового выравнивания и террасами уровень сходства — 0.46). По всей видимости, высокие уровни сходства видового состава сосудистых растений горных аналогов плакоров являются следствием того, что виды, «собранные» здесь, довольно существенно различаются своим отношением к факторам среды. В целом это делает видовой состав таких местоположений экологически гетерогенным, а значит, проявляющим определенную степень общности с таковым любого другого энтопия. Следствием этого является то, что флора горных аналогов плакоров является наименее обособленной от всех остальных, а само местоположение при этом характеризуется «усредненными» параметрами среды. Имея в виду отмеченные выше факты, такой показатель, как наиболее высокий уровень сходства видового состава сосудистых растений в пределах каждой высотной ступени, можно рассматривать как критерий флоры, соответствующей горным аналогам плакоров.

Благодарности

Автор выражает признательность В. В. Петровскому и Н. А. Секретаревой, просмотревшим сборы сосудистых растений, а также М. Н. Катаевой, предоставившей данные по химическому составу почв и проводившей определение высотного положения энтопиев и пробных площадей в полевых условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49563).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1951. 512 с.

Высокогорная флора Станового нагорья. Состав, особенности и генезис. Новосибирск, 1972. 272 с.

Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. 292 с.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении реки Соби // Тр. Бот. музея АН СССР. 1926. Т. 19. С. 1—74.

Городков Б. Н. Материалы для познания горных тундр Полярного Урала // Тр. Ледн. экспед. Вып. IV. 1935. С. 177—244.

Горчаковский П. Л. Опыт ботанико-географического подразделения высокогорий Урала // Проблемы ботаники. 1960. Т. V. С. 32—46.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 284 с.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М., 1985. 209 с.

Григорьев А. А. Субарктика. Опыт характеристики основных типов географической среды. М., 1956. 223 с.

Игошина К. Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 322—337.

Катаева М. Н., Холод С. С. Дифференциация растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб., 2005. С. 352—391.

Колесников Б. П. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1969. 108 с.

Крылов П. Н. Фитостатистический очерк альпийской области Алтая // Тр. Томск. отд. РБО. 1931. Т. 3. № 1—2. С. 28—83.

Куваев В. Б. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 337—347.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах северного полушария. М., 1985. 79 с.

Малышев Л. И. Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах Северной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1393—1403.

Матвеева Н. В. Ассоциация *Dicranoweisio-Deschampsietum* ass. nov. в поясе холодных гольцовых пустынь плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Растительность России. 2002. № 3. С. 32—41.

Нешатаева В. Ю., Демьянов В. А. Лесная растительность Полярного Урала в верхнем течении реки Собь // Бот. журн. 2002 Т. 87. № 5. С. 90—109.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 335 с.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 256 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 17. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л., 1965. 276 с. Ч. IV. Влажность воздуха. Атмосферные осадки. Снежный покров. Л., 1968. 259 с.

Станюкович К. В., Станюкович М. Б. Основные принципы выделения типов поясности растительного покрова в горах СССР // Изв. ВГО. 1972. № 3. С. 174—182.

Строение, эволюция и минерагения гипербазитового массива Рай-Из. Свердловск, 1990. 229 с.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180.

Холод С. С. Сложение и условия формирования неоднородного растительного покрова горных тундр Лапландского заповедника (Кольский полуостров) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 73—86.

Холод С. С. Анализ распределения сосудистых растений на габбро-амфиболитах горного массива Рай-Из (Полярный Урал) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 13—43.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 224 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

Щукина О. Е. О климатических факторах формирования ландшафтной поясности в горных странах (на примере гор Средней Азии) // Изв. ВГО. 1960. Т. 92. № 1. С. 16—23.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН РАН. Сер. III. Геоботаника. 1964. С. 3—82.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., Алексеева-Попова Н. В., Катаева М. Н. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Матер. Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера». Петрозаводск, 2001. С. 204—205.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Andreev M. P., Kotlov Y. V., Makarova I. I. Check-list of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Goodall D. W. Sample similarity and species correlation // Ordination and classification of communities. Part V. Hague, 1973. P. 105—156.

Kataeva M. N., Alexeeva-Popova N. V., Drozdova I. V., Beljaeva A. I. Chemical composition of soils and plant species in the Polar Urals as influenced by rock type // Geoderma. 2004. Vol. 122. P. 257—268.

Rowe J. S. Uses of undergrowth plant species in forestry // Ecology. 1956. Vol. 37. N 3. P. 461—473.

SUMMARY

The distribution of vascular plants according to vertical belts (subbelts) and entopium (sites) in ultramafic rocks of Rai-Iz massif is considered. 9 types of entopium are revealed in 4 vertical subbelts. The vegetation of one of these entopium reflects the representative environments — mountain analogues of plakor. Along the vertical gradients from lower to upper subbelts the essential changes of correlation of zonal-geographical groups of species are take place. They are: increase of arctic portion, decrease of hypoarctic one and disappearance of boreal fraction of the flora. The proximity of optimums of ecological amplitudes of species in ecological space of humidity and snow-covering characterize the upper subbelts. The reason of this phenomenon is the levelling of environments in all subbelts of goletz belt. All of vertical subbelts are characterized by phenomenon of forestalling of vegetation. The vegetation which in one subbelt is concentrated in snow beds and moist depressions expands through mountain analogues of plakor in another (adjacent) subbelt. These entopiums are refuge for arctic and arctic-alpine species in lowest subbelts and for hypoarctic species — in upper ones.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.657.2 : 575.22.7 : 577.2.08

© О. В. Юрцева,[1] В. Н. Войлокова,[2] А. В. Троицкий,[3] В. К. Боброва[3]

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДАННЫЕ В ПОЛЬЗУ ГИБРИДИЗЦИИ *POLYGONUM PATULUM* И *POLYGONUM ARENASTRUM* (*POLYGONACEAE*)

O. V. YURTSEVA, V. N. VOYLOKOVA, A. V. TROITSKY, V. K. BOBROVA. MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR EVIDENCES OF *POLYGONUM PATULUM* AND *POLYGONUM ARENASTRUM* (*POLYGONACEAE*) HYBRIDIZATION

[1] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра высших растений
Факс (095) 939 18 27
E-mail: yurtseva@herba.msu.ru
[2] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
E-mail: cent-adv@mail.ru
[3] НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: tav@genebee.msu.su

Поступила 27.10.2006
Окончательный вариант получен 21.02.2007

Изучены морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм *Polygonum arenastrum*, *P. patulum* и их предполагаемых гибридов в смешанной популяции из г. Волгограда. Сравнение средних значений морфологических признаков посредством однофакторного дисперсионного анализа показало, что *P. arenastrum* и *P. patulum* достоверно различаются по 15 признакам из 26. По 11 из 15 признакам гибриды достоверно отличаются от *P. patulum*, по 5 из 15 — от *P. arenastrum*, приближаясь к последнему. По признакам окраски и поверхности плода гибриды ближе к *P. patulum*. По результатам многомерного анализа морфологических признаков *P. patulum* и *P. arenastrum* образуют дискретные группы, а гибридные образцы располагаются между *P. patulum* и *P. arenastrum* (дискриминатный анализ) или среди образцов *P. arenastrum* (факторный анализ). RAPD- и ISSR-анализ 27 образцов *P. arenastrum*, *P. patulum* и их гибридов показал наличие у гибридов ампликонов, видоспецифичных для *P. arenastrum* и *P. patulum*. На деревьях, построенных методами объединения соседей и неоднозначного разбиения (NJ, Split decomposition), по матрице генетических расстояний присутствия/отсутствия 161 RAPD- и 90 ISSR-ампликонов *P. arenastrum* и *P. patulum* образуют 2 компактных кластера, а образцы гибридов формируют дискретную группу, расположенную между ними. Полученные результаты подтверждают гипотезу о гибридизации дискретных видов *P. patulum* и *P. arenastrum* в природе.

Ключевые слова: *Polygonum*, морфологическая изменчивость, генетический полиморфизм, гибридизация, многомерные методы анализа, RAPD- и ISSR-анализ.

Среди представителей рода *Polygonum* часто встречаются трудно определяемые формы, промежуточные по морфологии между хорошо различимыми видами. В этих случаях возникает вопрос, рассматривать ли наблюдаемое явление как проявление естественного полиморфизма единого вида и не объединить ли в таком случае крайние формы, или это результата межвидовой гибридизации «хороших» дискретных видов.

Решению этого вопроса у разных видов *Polygonum* были посвящены наши предыдущие исследования (Юрцев, Крамина, 2003, 2004, 2006; Новожилова и др., 2004; Войлокова и др., 2006; Yurtseva et al., 2006).

Данная работа посвящена решению вопроса о естественной гибридизации *P. patulum* Bieb. и *P. arenastrum* Boreau, которая спорадически наблюдается в области перекрывания ареалов этих видов на Украине, юго-востоке Европейской России (Астраханская, Волгоградская области) на нарушенных местообитаниях.

P. patulum Bieb. из подсекции *Patula* — однолетнее растение с преимущественно прямостоячими побегами, серо-зелеными линейно-ланцетными листьями, сильно уменьшенными в области терминальных брактеозных тирсов. Околоцветник плотно окружает плод с 3 равными гранями, равномерно покрытыми мелкими бородавочками, реже грани глянцевые и гладкие. Тычинок 8 (Цвелёв, 1979, 1996; Yurtseva, 2001; Юрцева, Крамина, 2006). Область естественного распространения — Средиземноморье, юго-восток Европейской России, Казахстан, Кавказ и Южная Сибирь. *P. patulum* растет в разреженных степных сообществах на глинистых, щебнистых, песчаных, меловых и известняковых субстратах, нередко на солончаках, солонцах и берегах морей и лиманов (Raffaelli, 1979; Цвелёв, 1989, 1996; Тупицына, 1992; Webb, Chater, 1964; Akeroyd J. et al., 1993).

P. arenastrum Boreau из подсекции *Polygonum* — однолетник с темно-зелеными эллиптическими или обратно-ланцетными листьями, постепенно уменьшающимися к концам фрондозных тирсов. Он имеет восходящие или распростертые побеги с базитонным ветвлением, эллиптическими или обратноланцетными листьями, гетерофиллия почти не выражена, околоцветник часто с перетяжкой, расчленен на 2/3—1/2 (Цвелёв, 1996). Плоды в сечении неравно трехгранные, темно-бурые, с матовыми гранями, покрытыми продольными рядами бородавочек, реже гладкие и глянцевые (Yurtseva, 2001). Тычинок 5—7(8). Вид распространен в арктической и умеренной зонах Северного полушария и растет на бедных песчаных почвах, часто по дорогам и вытаптываемым местам.

Морфологические свидетельства гибридизации этих 2 видов получены в 3 пунктах г. Волгограда. Анализ изменчивости морфологических признаков в трех смешанных популяциях *P. patulum*, *P. arenastrum* и их гибридов показал, что родительские виды дискретны как по отдельно взятым признакам, так и по их совокупности. Показано, что *P. patulum* статистически достоверно отличается от *P. arenastrum* более длинными междоузлиями в основании побега, длинными и узкими листьями и значительно редуцированными брактеями, сильно выраженной гетерофиллией, преобладанием светло-бурых, равномерно-бородавчатых плодов. Многомерный анализ морфологических признаков, за исключением признаков окраски и поверхности плода, подтвердил хорошую обособленность *P. patulum* и *P. arenastrum*. Гибриды по длине листьев и брактей были близки к *P. arenastrum*, по ширине плода — к *P. patulum*, а по длине нижних междоузлий занимали промежуточное положение. По совокупности же признаков «облако» гибридов занимало промежуточное положение, частично перекрываясь с «облаками» родителей.

Характерное для *P. patulum* хромосомное число 2n = 20 подтверждено для образцов из Красноармейского р-на г. Волгограда. Для *P. arenastrum* известны числа 2n = 20, 40, 60 (Хромосомные.., 1969; Юрцева, 2002). Гибриды из Красноармейского р-на г. Волгограда (близ Сарепты) имели 2n = 22, 32, 38, 46 (Юрцева, Крамина, 2006).

Данная работа посвящена изучению смешанной популяции, обнаруженной близ ж.-д. станции «Мечетка» (г. Волгоград), состоящей из *P. patulum*, *P. arenastrum* и их предполагаемых гибридов. Растения *P. patulum* исследовались на сохранившемся участке разреженной ковыльно-разнотравной степи близ русла р. Сухая Мечетка. Особи *P. arenastrum* росли между колеями пересекающей степь грунтовой дороги, а предполагаемые гибриды с промежуточными признаками встречались по обочинам дороги, не углубляясь в степь.

Были поставлены следующие задачи:

1. Изучить морфологическую изменчивость *P. patulum*, *P. arenastrum* и их предполагаемых гибридов в смешанной популяции.

2. Исследовать генетический полиморфизм в той же популяции, используя для этого методы RAPD- и ISSR-анализа.

3. Сопоставить результаты исследования морфологического и генетического полиморфизма родительских видов и гибридов.

Материалы и методика

Для анализа морфологической и молекулярной изменчивости в смешанной популяции (состоящей из *P. patulum*, *P. aviculare* и их гибридов), растущей близ ж.-д. станции «Мечетка» (г. Волгоград), в 2004 г. заложено в гербарий 16 растений *P. patulum* и по 15 растений *P. arenastrum* и гибридов.

Для исследования взяли 28 признаков (табл. 1): 1 — длину самого длинного нижнего бокового побега; 2 — диаметр его в основании; 3 — диаметр побега вверху; 4 — длину раструба в основании побега; 5 — длину раструба в области соцветия; 6 — длину нижнего листа; 7 — ширину нижнего листа; 8 — индекс нижнего листа; 9 — длину брактеи; 10 — ширину брактеи; 11 — индекс брактеи; 12 — отношение длины листа к длине брактеи (индекс гетерофиллии); 13 — среднюю длину междоузлий в основании побега; 14 — среднюю длину междоузлий в верхней части побега; 15 — отношение длины нижних междоузлий к длине верхних (индекс сокращения длины междоузлий); 16 — число узлов побега; 17 — среднюю длину междоузлий; 18 — длину околоцветника; 19 — длину долей околоцветника; 20 — отношение длины долей к длине околоцветника (индекс расчленения околоцветника); 21 — длину плода; 22 — ширину плода; 23 — отношение длины плода к ширине (индекс плода); 24 — длину выступающей из околоцветника верхушки плода; 25 — максимальный порядок ветвления; 26 — число боковых побегов; 27 — поверхность плода в баллах (1 — гладкая, 2 — равномерно бородавчатая, 3 — полосато-бородавчатая); 28 — окраску плода (1 — светло-бурая; 2 — темно-бурая).

Для анализа данных использовали как одномерные, так и многомерные методы. Для каждого признака вычислены и сопоставлены значения выборочного среднего и его ошибки, в рамках однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) произведено сравнение средних по методу Тьюки для выборок неравного размера (Tukey, 1949). Для исследования изменчивости признаков в гибридных популяциях использовали дискриминантный анализ и факторный анализ с экстракцией факторов по методу главных компонент. Статистическая обработка морфометрических данных выполнена с помощью пакета статистических программ Statistica for Windows 6.0 (Боровиков, Боровиков, 1998).

Методами ISSR- и RAPD-маркирования исследовали 27 образцов *P. patulum*, *P. arenastrum* и гибридов из той же смешанной популяции. Исследовано по 9 образцов каждого представителя, листья для анализа взяты у части образцов, использованных в морфологическом анализе.

ДНК выделяли из высушенных в силикагеле листьев (30 мг для каждого образца) с использованием набора NucleoSpin Plant (Macherey-Nagel, Германия). Использовали 4 ISSR- и 12 RAPD-праймеров (табл. 2), ранее успешно примененных для выявления полиморфизма и решения вопросов гибридизации у представителей рода *Fallopia* (*Polygonaceae*) (Hollingsworth et al., 1998). Олигонуклеотидные праймеры для RAPD- и ISSR-анализа перечислены в табл. 2. Реакционная смесь

ТАБЛИЦА 1

Средние значения признаков и их ошибки для выборок *Polygonum patulum*, *P. arenastrum* и их гибридов и достоверность отличий видов по критерию Тьюки, определенные методом однофакторного дисперсионного анализа

Признаки	*P. patulum* n = 16	Гибриды n = 15	*P. arenastrum* n = 15	Достоверность различий *P. patulum* и *P. arenastrum*	Достоверность различий *P. patulum* и гибридов	Достоверность различий *P. arenastrum* и гибридов	Промежуточность признаков гибридов
Длина нижнего бокового побега, см	29.11 ± 3.14	36.07 ± 3.24	26.73 ± 3.24	—	—	—	—
Диаметр побега в основании, мм	1.40 ± 0.11	1.29 ± 0.12	1.83 ± 1.60	*	—	**	—
Диаметр побега вверху, мм	0.51 ± 0.04	0.58 ± 0.04	0.75 ± 0.04	***	—	*	+
Длина раструба							—
в основании побега, мм	9.81 ± 0.42	6.07 ± 0.43	5.67 ± 0.43	***	***	—	+
в области соцветия, мм	4.45 ± 0.33	5.59 ± 0.34	6.60 ± 0.34	***	—	—	
Длина листа, мм	36.88 ± 1.57	17.40 ± 1.62	15.20 ± 1.62	***	***	—	—
Ширина листа, мм	3.18 ± 0.19	2.97 ± 0.20	3.70 ± 0.20	—	—	*	—
Индекс листа	11.71 ± 0.38	6.01 ± 0.39	4.18 ± 0.39	***	***	**	+
Длина брактеи, мм	3.43 ± 0.62	8.82 ± 0.64	9.60 ± 0.64	***	***	—	+
Ширина брактеи, мм	0.33 ± 0.13	1.46 ± 0.14	2.67 ± 1.14	***	***	***	+
Индекс брактеи	11.39 ± 0.86	6.39 ± 0.88	3.60 ± 0.88	***	***	—	+
Индекс гетерофиллии	11.89 ± 0.57	2.17 ± 0.58	1.68 ± 0.58	***	***	—	—
Длина междоузлий							
в основании побега, мм	24.79 ± 2.18	9.70 ± 2.25	7.22 ± 2.25	***	***	—	—
в верхней части побега, мм	9.41 ± 0.56	8.67 ± 0.58	7.91 ± 0.58	—	—	—	+
Индекс сокращения длины междоузлий	2.88 ± 0.32	1.25 ± 0.33	0.93 ± 0.33	***	**	—	+
Число узлов побега	14.31 ± 1.42	23.33 ± 1.47	24.07 ± 1.47	***	***	—	—
Средняя длина междоузлий, мм	21.26 ± 0.92	12.93 ± 0.95	10.40 ± 0.95	***	***	—	—
Длина околоцветника, мм	2.18 ± 0.06	2.29 ± 0.06	2.20 ± 0.06	—	—	—	—
Длина долей околоцветника, мм	1.14 ± 0.04	1.47 ± 0.04	1.39 ± 0.04	—	—	—	—
Индекс околоцветника	0.65 ± 0.02	0.65 ± 0.02	0.64 ± 0.02	—	—	—	—
Длина плода, мм	1.94 ± 0.04	2.00 ± 0.04	1.99 ± 0.04	—	—	—	—
Ширина плода, мм	1.16 ± 0.05	1.20 ± 0.05	1.40 ± 0.05	**	—	*	—
Индекс плода	1.16 ± 0.05	1.20 ± 0.05	1.40 ± 0.05	—	**	*	+
Длина верхушки плода, мм	0.12 ± 0.03	0.13 ± 0.03	0.21 ± 0.03	—	—	—	—
Максимальный порядок ветвления	2.69 ± 0.13	2.29 ± 1.14	3.13 ± 0.14	—	—	—	+
Число боковых побегов	9.44 ± 1.23	9.00 ± 1.27	12.60 ± 1.27	—	—	—	—

Примечание. n — объем выборки, *** — различия значимы на 99.9%-м уровне значимости, ** — на 99%-м уровне, * — на 95%-м уровне, «—» — различия незначимы; «+» — промежуточность значений признаков гибридов.

ТАБЛИЦА 2

Последовательности используемых в работе праймеров

Название праймера	Последовательность праймера	Длина, пн
	ISSR-праймеры	
UBC-840	GAGAGAGAGAGAGAGAYT	18
UBC-855	ACACACACACACACACYT	18
UBC-868	GAAGAAGAAGAAGAAGAA	18
UBC-881	GGGTGGGGTGGGGTG	18
	RAPD-праймеры	
OPA-06	GGTCCCTGAC	10
OPA-08	GTGACGTAGG	10
OPA-16	AGCCAGCGAA	10
OPF-08	GGGATATCGG	10
OPF-14	TGCTGCAGGT	10
OPF-16	GGAGTACTGG	10
OPF-17	AACCCGGGAA	10
OPF-20	GGTCTAGAGG	10
OPP-20	GACCCTAGTC	10
AE13	TGTGGACTGG	10
B474	AGGCGGGAAC	10
R03	ACACAGAGGG	10

(20 мкл) содержала 10—20 нг ДНК, 10 пмолей праймера, 200 мкМ каждого dNTP, 2.5 мМ $MgCl_2$, 1.5 ед. Taq-полимеразы (Диалат ЛТД, Россия) в рекомендованном производителем буфере. PCR-реакцию с предварительной денатурацией при температуре 95 °С продолжительностью 3 мин проводили в течение 40 циклов в режиме: денатурация при 94 °С — 30 с, отжиг при 36 °С — 30 с, элонгация при 72 °С — 40 с. Продукты реакции разделяли электрофорезом в 1.6%-м агарозном геле в трис-боратном буфере с бромистым этидием и фотографировали.

Для анализа полученных данных были составлены бинарные матрицы присутствия / отсутствия фрагментов одинаковой длины. Для установления уровня генетического родства использовали метод объединения соседей — NJ (Saitou, Nei, 1987). Построение деревьев проведено с помощью программы TREECON v. 1.3 b (Van de Peer, De Wachter, 1994). Генетические расстояния рассчитывали по формуле $1 - [2N_{AB}/(Na_A + N_B)]$, где N_{AB} — число общих (одинаковых по размеру) фрагментов; N_A, N_B — число различающихся фрагментов у образцов А и В (Nei, Li, 1979). Для оценки значимости деревьев при их построении проведено 100 бутстреп-реплик.

Для проверки гипотезы о гибридогенном происхождении использовали также алгоритм неоднозначного разбиения — split decomposition, SD (Bandelt, Dress, 1992), реализованный в компьютерной программе SPLITSTREE 3.2 (Hunson, 1998).

Результаты

Однофакторный дисперсионный анализ. Сравнение средних значений признаков 1—26 у *P. patulum*, *P. arenastrum* и их гибридов показало, что предполагаемые родители достоверно (95%-й уровень значимости) различались по 15 призна-

ТАБЛИЦА 3

Доля особей с разной окраской и поверхностью плодов у *Polygonum patulum*, *P. arenastrum* и их гибридов

Признаки плодов		Доля особей, %		
		P. patulum n = 16	гибриды n = 15	*P. arenastrum* n = 15
Окраска	Светло-бурые	62.5	53.3	53.3
	Темно-бурые	37.5	46.7	46.7
Поверхность	Гладкие	0	0	6.7
	Равномерно-бородавчатые	81.12	60	33.3
	Полосато-бородавчатые	18.75	40	60

кам, относящимся в основном к вегетативной сфере (табл. 1). Эти различия касались в основном признаков вегетативной сферы, в то время как параметры околоцветника и плода (кроме ширины плода) были практически одинаковыми.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа *P. patulum* и *P. arenastrum* достоверно отличались по 15 признакам. Гибриды достоверно отличались от *P. patulum* лишь по 11 признакам (табл. 1). Это длина раструба в основании побега, длина и индекс листа, длина, ширина и индекс брактей, индекс гетерофиллии, длина междоузлий в основании побега, индекс сокращения длины междоузлий, число узлов побега и средняя длина междоузлий. От *P. arenastrum* гибриды достоверно отличались по 5 признакам. Это диаметр побега в основании и вверху, индекс листа, ширина брактеи, ширина плода.

Гибриды занимали промежуточное положение по средним значениям 7 признаков из 15: диаметр побега вверху, длина раструбов в основании побега, индекс листа, длина, ширина и индекс брактеи, индекс сокращения длины междоузлий. Диаметр побега в основании имел значения меньшие, чем у обоих родителей, а длина нижнего бокового побега — большие, чем у обоих родителей.

Отдельно были проанализированы окраска и характер поверхности плодов, которые у *P. patulum* обычно светло-бурые и равномерно покрыты мелкими бородавочками, а у *P. arenastrum* — темно-бурые и покрыты бородавочками, агрегированными в продольные ряды, либо гладкие и блестящие. Хотя по мере созревания плода околоплодник приобретает все более темную окраску, в данной популяции у *P. patulum* светло-бурые плоды встречались чаще, чем у гибридов и у *P. arenastrum* (табл. 3). У последних доля светло-бурых плодов была необычно велика, что можно отнести за счет интрогрессии признаков вследствие гибридизации. Гладкие плоды были обнаружены только у *P. arenastrum*, хотя у *P. patulum* они изредка тоже встречаются.

Как и ожидалось, у *P. patulum* преобладали равномерно-бородавчатые плоды (81.12 %), а у *P. arenastrum* — полосато-бородавчатые (60 %), хотя у обоих видов немалую долю составляли плоды с поверхностью, характерной для другого вида, что говорит о двусторонней интрогрессивной гибридизации. Гибриды имели промежуточные показатели, хотя чаще у них встречались равномерно-бородавчатые плоды, характерные для *P. patulum*.

По результатам изучения изменчивости морфологических признаков можно выявить следующие различия между видами. Для *P. patulum* характерны ортотропные побеги 1-го порядка с базитонным или акротонным ветвлением, удлиненными междоузлиями в нижней части и сильно укороченными в верхней части побегов;

длинные и узкие листья, значительно более короткие и узкие кроющие листья (брактеи) частных соцветий тирсов на верхушках побегов. У *P. arenastrum* слабо выражены побеги 1-го порядка, характерно базитонное ветвление и велико число плагиотропных побегов 2-го порядка, междоузлия значительно укорочены на всем протяжении побегов, и их общее число велико. Диаметр побегов в основании и в верхней части у *P. arenastrum* больше, чем у *P. patulum*, нижние раструбы внизу, а верхние длиннее, гетерофиллия выражена слабее: длина листьев и брактей всего в 3—4 раза превышает ширину (у *P. patulum* в 11—12). Виды практически не различаются по размерам цветков и плодов, индексу расчленения околоцветника, хотя у *P. arenastrum* плоды более широкие и удлиненные, чем у *P. patulum*.

Гибриды по средним значениям большинства отдельно взятых морфологических признаков оказались ближе к *P. arenastrum*, нежели к *P. patulum*. Напротив, по окраске и поверхности плода гибриды ближе к *P. patulum*. Объяснить это можно несколькими причинами. Во-первых, известно, что *P. patulum* — диплоид с 2n = 20, в то время как *P. arenastrum* представлен в основном тетраплоидными и гексаплоидными расами с 2n = 40, 60 (Хромосомные.., 1969). Гибриды, будучи, по всей вероятности, полиплоидами, имеют больше генетического материала от полиплоидного родителя и более похожи на него, причем в первую очередь по количественным, морфометрическим признакам. Во-вторых, полиплоидные гибриды обычно с большим успехом скрещиваются с полиплоидным родителем, т. е. с *P. arenastrum*, что также способствует морфологической близости гибридов с последним.

Многомерный анализ. В ходе пошагового дискриминантного анализа с использованием признаков 1—26 (исключены признаки окраски и поверхности плодов) было отобрано 6 признаков, вносящих максимальный вклад в разделение групп (индекс листа, длина, ширина и индекс брактей, индекс гетерофиллии, длина плода). Доля верно отнесенных к трем группам образцов составила 97.8 %. В осях первой и второй канонических переменных, объясняющих 100 % суммарной межгрупповой изменчивости данных, наблюдаются 2 хорошо обособленные друг от друга группы образцов (рис. 1, *а*). Первая объединяет образцы *P. patulum*, вторая — образцы *P. arenastrum* и примыкающие к ним гибридные образцы. Эти две группы максимально разнесены вдоль оси первой канонической переменной, для которой наибольшие стандартизованные коэффициенты имеют признаки: индекс гетерофиллии (–0.88), индекс брактей (–0.58) и индекс листа (–0.47). Иными словами, *P. patulum* характеризуется наиболее выраженной гетерофиллией и наиболее удлиненными листьями и брактеями и по сравнению с *P. arenastrum* и с гибридами. Вдоль оси второй канонической переменной группа *P. arenastrum* хорошо обособлена от гибридов. Наибольшие стандартизованные коэффициенты на эту ось имеют признаки: длина брактей (–1.51) и ширина брактей (1.95), т. е. у гибридов брактеи длиннее и у́же, чем у *P. arenastrum*.

Факторный анализ с экстракцией факторов по методу главных компонент, выполненный для тех же образцов по признакам 1—26, показал сходные результаты (рис. 1, *б*). После ротации по методу varimax normalized первые 3 фактора объясняют 53.7 % общей изменчивости данных. В осях первого и второго факторов хорошо обособились друг от друга «облако» из образцов *P. patulum* и «облако», в котором перемешаны образцы *P. arenastrum* и гибриды. Наибольшие нагрузки на ось первого фактора дали признаки: длина раструбов в основании (–0.79), длина листа (–0.89), индекс листа (–0.81), длина брактей (0.77), ширина брактей (0.76), индекс гетерофиллии (–0.92), длина междоузлий в основании побега (–0.87), индекс сокращения длины междоузлий (–0.80). По этим признакам образцы *P. patulum* отличаются от образцов *P. arenastrum* и гибридов.

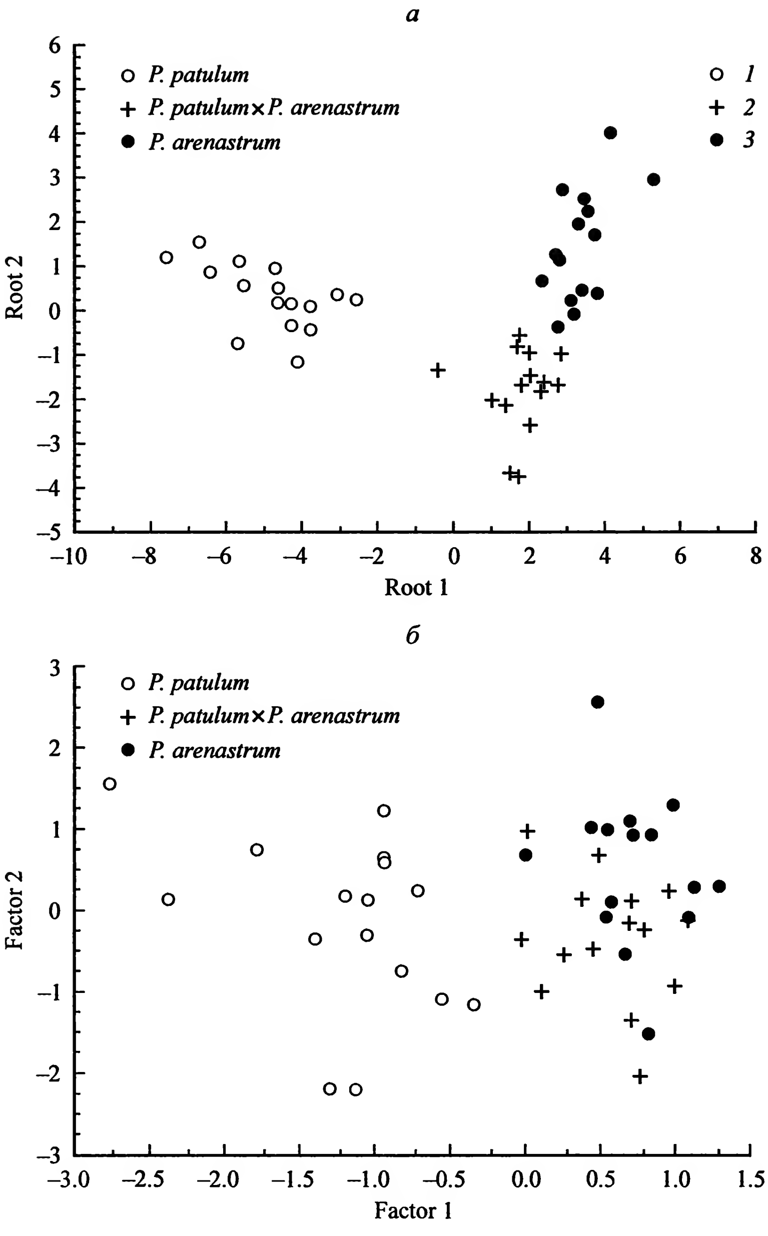


Рис. 1. Результаты многомерного анализа 46 образцов *Polygonum patulum*, *P. arenastrum* и их гибридов по 26 признакам.

а — результаты пошагового дискриминантного анализа — двумерная диаграмма разброса в осях первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) канонических переменных; *б* — результаты факторного анализа — двумерная диаграмма разброса в осях фактора 1 (ось абсцисс) и фактора 2 (ось ординат). *1* — *P. patulum* (n = 16), *2* — гибриды (n = 16), *3* — *P. arenastrum* (n = 15).

Наибольшие нагрузки на ось второго фактора дали признаки: индекс плода (–0.84) и длина плода (0.83). По ним образцы обеих групп распределились вдоль оси 2-го фактора, однако все они имеют сходные пределы изменчивости, поэтому разделить их вдоль оси второго фактора не удается.

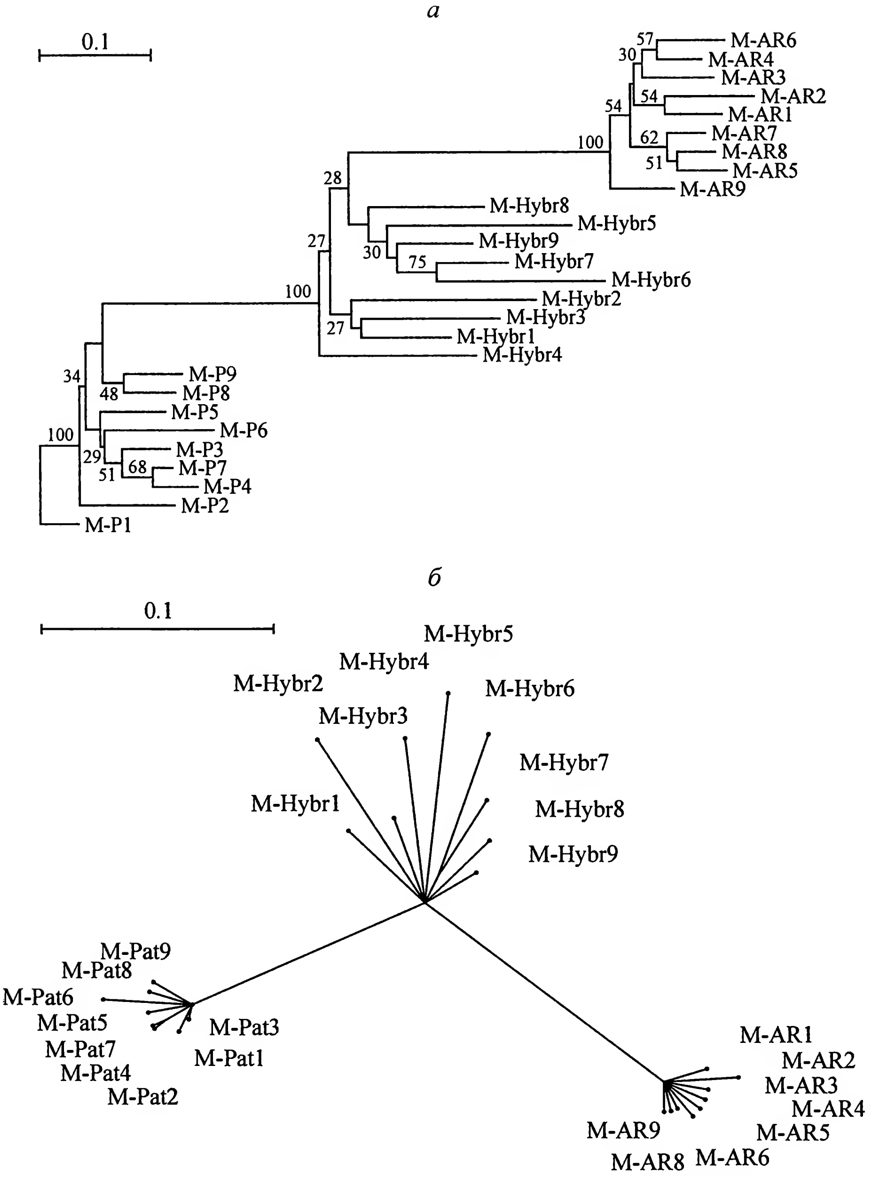


Рис. 2. Дендрограммы для смешанной выборки образцов *Polygonum arenastrum, P. patulum* и их гибридов, построенные методами NJ (*а*) и SD (*б*) по 161 ампликонам в RAPD-спектрах и 90 ампликонам в ISSR-спектрах у 27 геномов.

Р — *P. patulum,* AR — *P. arenastrum*, Hybr — предполагаемые гибриды. Указаны генетические расстояния и значения бутстрепа, превышающие 25 %.

По результатам дискриминантного и факторного анализа образцы *P. patulum* и *P. arenastrum* образуют дискретные группы, а гибриды располагаются между ними или вместе с *P. arenastrum*. Признаки, в наибольшей степени различающие *P. patulum* и *P. arenastrum*, относятся к вегетативной сфере. Это размеры листьев и брактей и их индексы (соотношение их длины и ширины), индекс гетерофиллии, длина нижних междоузлий и степень их сокращения к концам побегов.

RAPD- и ISSR-анализ. При проведении RAPD- и ISSR-маркирования геномов спорышей амплифицировались фрагменты ДНК размером от 0.2 до 3 тпн. Число ампликонов, в зависимости от используемого праймера, составило 15—28 для ISSR-анализа и 18—32 для RAPD-анализа. Всего получили 161 RAPD- и 90 ISSR-ампликонов.

Спектры амплифицированных фрагментов ДНК всех 27 образцов различались. Были выявлены общие ампликоны (19 мономорфных фрагментов), присутствовавшие в спектрах обоих видов и гибридов и характеризующие группу таксонов в целом. Это фрагменты 600 пн дл. (праймер OPA-16), 500 и 340 пн (UBC-840), 1050, 710 и 650 пн (UBC-855), 900 пн (OPF-16) и др.

Бо́льшую часть спектров составляли фрагменты, которые присутствуют лишь у части образцов и являются полиморфными маркерами исследуемых ДНК. Было выявлено большое число видоспецифичных фрагментов, присутствующих в спектрах только одного вида и способных служить его молекулярными маркерами. Для *P. patulum* это фрагменты 850 пн дл. (UBC-855), 900, 620, 540 пн (UBC-881), 1040, 700 пн (UBC-840), 590 пн (OPF-16). Для *P. arenastrum* это фрагменты 620 пн дл. (UBC-868), 850, 550 пн (UBC-881), 440, 150 пн (UBC-840), 490, 610 пн (OPF-16). Наличие соответствующих ампликонов позволяет разграничить эти виды по молекулярным данным.

Обнаружены также фрагменты, общие только для *P. patulum* и предполагаемых гибридов: 880, 750 пн (UBC-855), 1500, 950 пн (UBC-881), 650 пн (UBC-840), 1250, 850, 380 пн (UBC-868), 750, 900 пн (OPF-16), 920 пн (OPA-16). Для *P. arenastrum* и гибридов характерны следующие общие фрагменты: 850, 700, 490 пн (UBC-855), 680 пн (UBC-881), 1500, 900 пн (UBC-840), 980 пн (UBC-868), 700, 1200 пн (OPF-16), 510 пн (OPA-16). Наличие у предполагаемых гибридов и родителей таких общих фрагментов неоспоримо свидетельствует о гибридизации.

По бинарным матрицам присутствия / отсутствия 161 RAPD- и 90 ISSR-фрагментов всех 27 образцов из смешанной популяции были построены NJ- и SD-деревья. На NJ-дереве (рис. 2, *а*) со 100%-ной бутстреп-поддержкой четко выделяется 3 кластера, соответствующие двум видам и гибридам. Все гибриды входят в единый кластер, занимающий промежуточное положение между *P. arenastrum* и *P. patulum*. Максимальное внутригрупповое разнообразие (0.14—0.39) было отмечено для гибридов, что можно объяснить их природой. Образцы предполагаемых родительских видов отличаются меньшей генетической гетерогенностью. Уровень различий между образцами в пределах *P. patulum* составлял 0.05—0.22, у *P. arenastrum* — 0.09—0.19.

На SD-графе все образцы также образовали три компактные группы: *P. arenastrum*, *P. patulum* и расположенные между ними гибриды. Образцы гибридов равноудалены от обоих предполагаемых родительских видов. У гибридов на графе длины ветвей заметно длиннее, чем у родителей, что связано с бо́льшим генетическим полиморфизмом (рис. 2, *б*).

Выводы

1. В исследованной популяции *Polygonum patulum* и *P. arenastrum* достоверно различаются по средним значениям 15 морфологических признаков вегетативной сферы. Многомерный анализ морфологических признаков подтвердил хорошую обособленность *P. patulum* и *P. arenastrum*, что подтверждает их дискретность. Гибриды по средним значениям большинства признаков и по их совокупности оказываются ближе к *P. arenastrum*.

2. Результаты RAPD- и ISSR-анализа также свидетельствуют о хорошей обособленности *P. patulum* и *P. arenastrum*. Эти виды обладают видоспецифичными ампликонами, позволяющими их разграничить, а на NJ- и SD-деревьях их образцы формируют дискретные группы. В спектрах амплифицированных фрагментов ДНК отдельных образцов гибридов присутствуют ампликоны, специфичные как для *P. arenastrum*, так и для *P. patulum*, что подтверждает их гибридное происхождение. Гибриды генетически более полиморфны, и на NJ- и SD-деревьях их группа компактна и занимает промежуточное положение.

3. Хотя по многим признакам вегетативной сферы особи с промежуточными признаками, определенные как гибриды, оказываются ближе к *P. arenastrum*, по молекулярным маркерам они не попадают в область генетического полиморфизма родительских видов.

4. Результаты морфологического и молекулярного анализов дают убедительные свидетельства дискретности видов *P. patulum* и *P. arenastrum* и позволяют рассматривать их в качестве исходных и хорошо дифференцируемых родительских видов, а растения с промежуточными морфологическими признаками — в качестве их гибридов.

5. Основываясь на фактах совместного произрастания, результатах одномерного и многомерного анализов морфологических признаков, хромосомных чисел и молекулярных данных, можно говорить о том, что в местах совместного произрастания по нарушенным местам *P. patulum* регулярно гибридизирует с *P. arenastrum* с образованием локальных гибридных свармов, состоящих из родительских видов и гибридов.

Благодарности

Авторы благодарят Т. Е. Крамину за обсуждение результатов в ходе выполнения работы.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 06-04-48701-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боровиков В. П., Боровиков И. П. Statistica — Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. Изд. 2-е. М., 1998. 608 с.

Войлокова В. Н., Юрцева О. В., Боброва В. К., Троицкий А. В. Генетическая гетерогенность *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. patulum*, *P. aviculare* и *P. arenastrum* в связи с межвидовой гибридизацией // Роль Ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира азиатской России: настоящее и будущее. Матер. Всерос. конф., посвященной 60-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 17—19 июля 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 60—62.

Новожилова В. Н., Юрцева О. В., Боброва В. К. Использование RAPD- и ISSR-PCR-методов для определения гибридного происхождения *Polygonum arenastrum* (*Polygonaceae*) // Матер. VIII молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге, 17—21 мая 2004. СПб., 2004. С. 247.

Тупицына Н. Н. Polygonum L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 125—133.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1979. Т. 15. С. 128—142.

Цвелёв Н. Н. Polygonum L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 103—117.

Цвелёв Н. Н. Polygonum L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 136—150.

Юрцева О. В. Хромосомные числа видов рода *Polygonum* L., секции *Polygonum* (*Polygonaceae*) из России и сопредельных стран // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 151—153.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. О гибридизации однолетних спорышей (*Polygonum* L., *Polygonaceae*) из подсекции *Patula* Tzvel. и *Polygonum* // Роль Ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира азиатской России: настоящее и будущее. Матер. Всерос. конф., посвященной 60-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 17—19 июля 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 330—332.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. Изменчивость видов подсекции *Polygonum* рода *Polygonum* (*Polygonaceae*) в связи с возможной гибридизацией // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 9—25.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. О гибридном происхождении *Polygonum boreale* (*Polygonaceae*) на Белом море // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 781—796.

Юрцева О. В., Боброва В. К., Новожилова В. Н. и др. Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм видов родства *Polygonum aviculare* L. (*Polygonaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 697—716.

Akeroyd J. R., Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. 2 ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 91—97.

Bandelt H.-J., Dress A. Split decomposition: a new and useful approach to phylogenetic analysis of distance data // Mol. Phyl. Evol. 1992. Vol. 1. N 3. P. 242—252.

Hollingsworth M. L., Hollingsworth P. M., Jenkins G. I. et al. The use of molecular markers to study patterns of genotypic diversity in some invasive alien *Fallopia* spp. (*Polygonaceae*) // Molecular Ecology. 1998. Vol. 7. P. 1681—1691.

Hunson D. H. SPLITSTREE: a program for analyzing and visualizing evolutionary data // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. P. 68—73.

Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci., USA. 1979. Vol. 76. P. 5269—5273.

Raffaelli M. Contributi alla conoscenza del genere *Polygonum* L. 2. *Polygonum bellardii* All. // Webbia. 1979. Vol. 33. N 2. P. 327—342.

Tukey J. W. Comparing individual means in analysis of variance // Biometrics. 1949. Vol. 5. P. 99.

Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 76—80.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstruction of phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406—425.

Van De Peer Y., De Wachter R. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft; Windows environment // Comput. Applic. Biosci. 1994. Vol. 10. P. 569—570.

Yurtseva O. V. Ultrasculpture of achene surface in *Polygonum* section *Polygonum* (*Polygonaceae*) in Russia // Nordic J. Botany. 2001. Vol. 21. N 5. P. 513—528.

Yurtseva O., Voylokova V., Troitsky A., Bobrova V. Genetic polymorphism of putative hybrid species of *Polygonum* L. s. str. // 17th Int. Symp. Biodiversity and evolutionary biology. September 24—28, Bonn, 2006. P. 235.

SUMMARY

Morphological variability and genetic polymorphism of plants assigned to *P. arenastrum*, *P. patulum* and their hybrids were studied in a mixed population from Volgograd, Mechetka. The comparison of 26 morphological features by ANOVA (Turkey) showed that *P. arenastrum* and *P. patulum* differ significantly from each other by 15 features. By the results of stepwise DA and canonical analysis, PCA *P. patulum* and *P. arenastrum* form discrete groups.

The hybrids significantly differ from *P. patulum* by 11 features of 15, and from *P. arenastrum* by 5 features, being closer to the latter. By the results of DA and canonical analysis the hybrids fall between *P. patulum* and *P. arenastrum*, but closer to *P. arenastrum*. By the results of PCA the hybrids fall into *P. arenastrum* group.

The results of RAPD- and ISSR-analysis of 27 specimens of *P. patulum*, *P. arenastrum* and their hybrids both demonstrate that the hybrids shared some amplicons with both parents. In neighbour joining and split decomposition dendrograms based on the distance matrix of presence / absence of 161 RAPD- and 90 ISSR-amplicons *P. arenastrum* and *P. patulum* formed two distinct clusters, the hybrid specimens were located between them without overlapping. The data obtained confirmed the hypothesis of *P. arenastrum* and *P. patulum* hybridization.

УДК 581.331.2

© **А. П. Карпова, В. В. Григорьева**

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *STROGANOWIA* И НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *LEPIDIUM* И *STUBENDORFFIA* (*CRUCIFERAE*)

A. P. KARPOVA, V. V. GRIGORYEVA. POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *STROGANOWIA* AND SOME SPECIES OF GENERA *LEPIDIUM* AND *STUBENDORFFIA* (*CRUCIFERAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: karpova_nastia@mail.ru

Поступила 19.06.2006
Окончательный вариант получен 28.12.2006

Изучена пыльца 13 видов рода *Stroganowia*, 6 видов рода *Lepidium* и 1 вида рода *Stubendorffia* на световом (СМ) и сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах. У всех видов пыльцевые зерна 3-бороздные, с сетчатой скульптурой. Палиноморфологические данные указывают на возможное родство родов *Stroganowia*, *Lepidium* и *Stubendorffia*.

Обнаруженная палиноморфологическая однородность рода *Stroganowia*, вероятно, свидетельствует о естественности этого таксона. Исследования не показали существенных различий между представителями разных секций рода. Большое сходство пыльцевых зерен разных видов этого рода, с одной стороны, и некоторая внутривидовая вариабельность таких признаков, как число апертур, форма и размеры зерен, с другой стороны, затрудняют выявление палиноморфологических границ видов. Тем не менее обнаруженные с помощью СЭМ детали строения скульптуры являются хорошими дополнительными признаками в систематике рода. *Stroganowia leventii* V. I. Dorof. по строению пыльцы довольно существенно отличается от других представителей рода.

Ключевые слова: *Stroganowia*, *Lepidium*, *Stubendorffia*, пыльцевые зерна, скульптура, экзина, апертуры.

Род *Stroganowia* Kar. et Kir. включает 23 вида, которые представлены многолетними травами, предпочитающими аридные местообитания. Согласно системе крестоцветных В. И. Дорофеева (2004), род *Stroganowia* является представителем подтрибы *Lepidiinae* Prantl трибы *Thlaspideae* DC. Морфологически род *Stroganowia* наиболее близок к роду *Lepidium* (Павлов, 1939; Бочанцев, 1984), от которого отличается вздутыми стручочками (створки обычно не имеют киля), довольно широкими перегородками, крупными семенами, кожистыми листьями и исключительно многолетним образом жизни. По макроморфологическим признакам к видам рода *Stroganowia* близки некоторые виды рода *Stubendorffia*, в частности *S. gracilis* (Pavl.) Botsch. et Vved. Этот вид ранее был описан Н. В. Павловым (1933) как *Stroganowia gracilis*, но благодаря нехарактерным для *Stroganowia* крупным и крылатым плодам был перенесен в род *Stubendorffia*.

Все известные виды *Stroganowia* несут черты реликтовости. Они характеризуются узким эндемизмом и почти не расширяют свои ареалы. Род практически полностью представлен только в Азии (северо-восточная Турция, Иран, Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Киргизия, Таджикистан, Афганистан, Китай). Только 1 вид *S. tiehmii* Rollins встречается в Северной Америке: штат Невада, США (Rollins, 1982). Центр разнообразия и, по-видимому, центр происхождения рода находятся в Ирано-Туранской флористической области Голарктического царства (Павлов, 1933; Аветисян, 1980).

Система рода, его объем и родственные связи до сих пор остаются дискуссионными. Род *Stroganowia* дважды подвергался очень серьезной таксономической ревизии (Павлов, 1939; Бочанцев, 1984). Согласно первой (Павлов, 1939), род *Stroganowia* объединял 12 видов, которые по морфологии листа были разделены на 2 секции. Секция *Petiolatae* Pavl. включает виды с черешчатыми нижними стеблевыми листьями, тогда как секция *Sessiles* Pavl. — виды с сидячими нижними стеблевыми листьями.

В более поздней сводке (Бочанцев, 1984) род уже включает 21 вид. В ней род *Stroganowia* разделен на 2 секции по характеру жилкования листовой пластинки (*Stroganowia* Botsch. и *Curvinerwia* Botsch.).

Сведения по строению пыльцевых зерен представителей рода *Stroganowia* крайне незначительны. Имеются краткие описания пыльцы 7 видов (*S. affghana*, *S. brachyota*, *S. cardyophylla*, *S. intermedia*, *S. paniculata*, *S. robusta*, *S. trautvetteri*), а изображения, полученные с помощью светового микроскопа, даны лишь для 4 из них (*S. affghana*, *S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. paniculata*) (Чигуряева, 1975). В описаниях указан тип пыльцевых зерен, приведены их размеры и толщина экзины. Исследованные виды отнесены автором к 2 палинотипам: *Lepidium* и *Stubendorffia*.

Цели данной работы: 1) подробная палинологическая характеристика всех изученных видов рода *Stroganowia*, 2) оценка таксономической значимости признаков пыльцевых зерен для уточнения некоторых вопросов систематики самого рода *Stroganowia* и его положения среди родственных ему родов *Lepidium* и *Stubendorffia*.

Материал и методика

Материалом для исследования послужила пыльца 13 видов рода *Stroganowia*, а также 6 видов рода *Lepidium* и 1 вида рода *Stubendorffia*.

Пыльца бралась из нераскрывшихся цветков с гербарных образцов, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW).

Для более полной палиноморфологической характеристики отдельных полиморфных видов материал отбирали из разных точек их ареала.

Пыльцевые зерна исследовали методами световой и сканирующей электронной микроскопии.

Для светооптического исследования использовали классический ацетолизный метод (Erdtman, 1952). Полученные препараты изучали при помощи микроскопа МБИ-15, микросъемку производили цифровой фотокамерой фирмы Nikon Coolpix 4500 при 1000-кратном увеличении с использованием масляной иммерсии. Цифровые изображения обрабатывали в программе Adobe Photoshop 8.0.

Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли в сканирующем электронном микроскопе JSM-35C. Для этого пыльцу, извлеченную из пыльников, закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты и напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке.

Описания пыльцевых зерен проводили по общепринятой схеме, учитывающей тип и число апертур, форму, очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры. Полученные данные приведены в таблице.

Исследованные образцы

Stroganowia affghana (Boiss.) Pavl. — Badghis (Sim-koh), N 516, 19 V 1885, J. E. T. Aitchison (LE!); ***S. angustifolia*** Botsch. et Vved. — Нуратау, в 7 км на западе от сел. Чия, по ущелью Тутак-сай, скалы, № 1, 27 V 1951, О. Э. Неуструева-Кнор-

Морфологические признаки пыльцевых зерен представителей рода *Stroganowia* и *Stubendorffia gracilis*

Виды (цифры в скобках — исследованные образцы)	Форма пыльцевых зерен	Размеры пыльцевых зерен, мкм		Число борозд	Ширина борозды, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Строение экзины				
							толщина экзины, мкм	Размеры ячей			
		полярная ось	экваториальный диаметр					длина ячеек, мкм	ширина ячеек, мкм	толщина ячейки, мкм	отношение длины ячейки к толщине стенки ячейки
Stroganowia affghana (1)	Эллипсоидальные	20.8—23.9	17.2—21.7	3	2.0—2.2	9.9—12.8	1.2—1.7	0.2—1.0	0.3—0.5	0.2—0.3	3 : 1
S. angustifolia (2)	»	23.6—26.2	20.1—24.2	3	1.8—2.2	8.5—14.0	1.3—1.6	0.1—1.0	0.3—0.5	0.3—0.5	2 : 1
S. brachyota (3)	»	26.4—32.5	18.3—26.2	3	1.7—2.3	12.9—16.7	1.2—1.7	0.1—1.3	0.1—0.6	0.3—0.5	2 : 1
S. bupleuroides (4, 5, 6)	Сфероидальные	18.7—20.8	18.7—20.7	3	1.9—2.3	10.9—11.9	1.2—1.4	0.2—0.8	0.2—0.5	0.2—0.3	1 : 1
S. cardyophylla (7)	Эллипсоидальные	20.1—23.3	16.9—19.2	3	1.9—2.2	8.7—13.2	1.2—1.7	0.1—0.5	0.1—0.2	0.2—0.5	1 : 1
S. intermedia (8)	»	24.2—37.6	17.2—25.3	3	1.9—2.3	9.0—16.2	1.3—1.6	0.5—1.5	0.5—0.8	0.2—0.3	4 : 1
S. kazachstanica (9)	Почти сфероидальные	19.6—21.1	18.4—23.2	3	1.9—2.3	11.9—13.7	1.2—1.7	0.1—0.6	0.1—0.2	0.2—0.5	1 : 1
S. leventii var. *leventii* (10)	Сфероидальные, эллипсоидальные	29.2—41.7	26.8—40.0	3—4—5	1.5—2.5	15.7—26.1	2.1—4.1	0.5—1.6	0.3—0.5	0.3—0.6 до 1.7	2 : 1
S. leventii var. *pilosa* (11)	Эллипсоидальные	27.7—31.2	26.8—30.6	3—4	1.4—1.9	17.7—19.3	1.3—1.8	0.3—1.5	0.3—0.7	0.3—1.0	1 : 1
S. litwinowi (12)	»	22.6—27.2	13.1—23.2	3	1.9—3.4	7.2—14.6	1.3—1.7	0.1—0.8	0.1—0.3	0.2—0.6	1 : 1
S. paniculata (13)	»	18.7—22.7	13.7—21.2	3	1.8—2.2	7.2—13.8	1.0—1.6		—	—	—
S. paniculata (14)	»	20.3—24.2	18.4—22.6	3	1.9—2.5	10.1—14.1	1.3—1.5	0.2—1.5	0.1—0.5	0.3—0.5	1 : 1
S. paniculata (15)	Сфероидальные, эллипсоидальные	19.6—24.4	16.5—20.8	3	1.9—2.3	8.2—13.7	1.3—1.5	0.5—1.7	0.2—0.8	0.2—0.3	4 : 1
S. subalpina (22)	Эллипсоидальные	22.8—26.6	21.8—25.2	3	1.9—2.3	14.3—16.8	1.3—1.6	0.1—0.8	0.1—0.3	0.2—0.3	1 : 1
S. tiehmii (23)	Сфероидальные	23.3—31.9	25.1—27.9	3	2.6—4.2	15.5—17.3	2.6—3.0	0.1—0.8	0.1—0.5	0.2—0.6	1 : 1
S. tolmaczevii (24)	Эллипсоидальные	21.4—24.9	18.7—23.3	3	1.9—2.3	12.7—14.4	1.3—1.7	0.5—1.3	0.3—0.6	0.3—0.5	2 : 1
Stubendorffia gracilis (25)	Сфероидальные	25.9—28.3 (31.5)	25.0—29.6 (31.4)	3—4	1.5—2.5	14.2—17.6 (19.4)	1.2—2.2 (2.9)	0.6—2.0	0.1—0.8	0.3—0.8	4 : 1

ринг, Л. И. Цветкова (LE!); ***S. brachyota*** Kar. et Kir. — In callibus lapidosis Songoriae prope Ajagus frequens, N 1264, 27 V 1841, Karelin et Kirilov (LE!); ***S. bupleuroides*** (Rech. f.) Botsch. — Pr. Ashabad, in montibus, N 817, 21 IX 1897, B. Litwinow (LE!); Туркменистан, Центральный Копет-Даг, перевал через ущелье Намальзау в м. Каранкинское ущелье, выс. 1900 м, редкая арча, № 986, 2 VII 1928, A. Jarmolenko et N. Gontcharow (LE!); Туркменская ССР, по дороге между Хейрабадом и Чаеком по сухим мелкоземисто-щебнистым склонам среди типчаково-полынной растительности, 31 V 1949, В. Никитин (LE!); ***S. cardiophylla*** Pavl. — Зап. Тянь-Шань, сай Испай, в кустарниках, 30 VIII 1928, О. К. Смирнова (LE!); ***S. intermedia*** Kar. et Kir. — Юго-западные отроги Джунгарского Алатау, междуречье Байгазы-Матай (бассейн р. Биже), вблизи с Шанханайским ущельем, на залежах, 24 V 1959, В. П. Голоскоков (LE!); ***S. kazachstanica*** A. Karpova. — Южный Казахстан, горы Дуона-Тау, между Сеславино и Тюлькубасом, № 51, 9 VIII 1982, М. Г. Пименов, М. Г. Васильева, С. С. Даушкевич (MW!); ***S. leventii*** var. ***leventii*** V. I. Dorof. — Турция, провинция Эрзурум, 42 км южнее пос. Кепрюкей, верхняя часть долины р. Аракс, травянистые склоны, 1400 м, 39°44′ с. ш., 41°43′ в. д., № 1760, 23 VI 2003, В. И. Дорофеев (LE!); ***S. leventii*** var. ***pilosa*** V. I. Dorof. — Турция, провинция Эрзурум, 42 км южнее пос. Кепрюкей, верхняя часть долины р. Аракс, травянистые склоны, 1400 м, 39°44′ с. ш., 41°43′ в. д., № 999, 18 VI 2002, В. И. Дорофеев (LE!); ***S. litwinowi*** Lipsky — Гаудан, каменистые вершины и склоны горы, № 372, 13 IV 1895, S. Korshinsky (LE!); ***S. paniculata*** Regel et Schmalh. — Экспедиция для исследования лекарственных и технических растений в Туркестане, № 374, 16 V 1916, В. И. Липский (LE!); Fargar, upper valley 7 miles s. of Fargar, Katagahn province, 8 000′ alt., slopes of granite grit with boulders and out crops of granite, detted with *Cercis*, *Cotoneaster* and *Prunus*, some Maple high up with *Juniperus* steep and dry, N 8170, 29 VI 1966, P. Furse (LE!); Гузарское бекство, верховье р. Сангардак, от кишлака Бахча до ж.-д. ст. Кизилсай, севернее склона горы Бель-ауты, № 1770, 23 V 1913, А. И. Михельсон (LE!); Туркестан, Ферганская обл., Андижанское ущелье, горы близ кишлака Кампыр-абад, 27 V 1916, Н. В. Андросов (LE!); Таджикистан, южный склон Гиссарского хребта, ущелье Кондара, на северных щебнистых склонах, в верхней части ущелья, h = 2100 м, № 478, 1 VII 1959, С. Ю. Юнусов (LE!); Ташкентский уезд Сыр-Дарьинской обл., на равнинном горном плато, 3 VI 1909, А. Бадьин (LE!); Бухара, Денау: перевалы Казан-Гузар, 7000—8000′, между Бахчей и Сангардаком, № 919, 19 VI 1896, В. Липский (LE!); Самаркандская обл., Ходжентский уезд, северо-западный склон горы Могол-тау против перевала Кашка-бель, песчаные и окремненные известняки, задернованы, № 183, 4—5 V 1915, М. Д. Спиридонова (LE!); Казахская ССР, Южно-Казахстанская обл., Бостандык, долина р. Пскем, низовье ущелья Тепар, на каменистом склоне, 1000 м, № 80 (412), 12 VI 1956, В. Павлов (MW!); ***S. subalpina*** (Kom.) Thell. et Pavl. — Северный склон хр. Петра I, против горы Джиргиталя, субальпийские разнотравные луга, высота 2900 м, № 43, 28 VII 1935, Ю. С. Григорьев (LE!); ***S. tiehmii*** Rollins — Nevada, Lyon Country, Virginia Range, southeast of Talapoosa, T19N, R24E, sec. 34, elev. 5900 ft., 1 VI 1980, N 5783, A. Tiehm, M. Williams, F. Almeda (LE!); ***S. tolmaczevii*** Junuss. — Южный Таджикистан, гребень горы Ходжа-Мастон, к северу от кишлака Наволик, мелкозем, по краям полей богазного посева h = 1600 м, № 271, 5 V 1976. Расулова, Юнусов, Шаринова (LE!); ***Stubendorffia gracilis*** (Pavl.) Botsch. — Туркестанский р-н, горы Каратау, щебнистая вершина у входа в ущелье Кере-Бутаг, № 280, 1 V 1930, P. Lipschitz (MW!); ***Lepidium cordatum*** Willd. ex DC. — Семипалатинская обл., Зайсанский уезд, р. Иртыш, против устья Кальджира, солончак, 21 VI 1914, Б. Шишкин (LE!); — ***L. crassifolium*** Waldst. et Kit. — Семиреченская обл., Пишпекский уезд, правый берег р. Чу, вблизи урочища Таш-Ункуль, на солончаках, № 1063, М. Советкина, С. Чаусова (LE!); ***L. ferganense*** Korsh. — Узбекистан, Куралинский хребет, спуск с перевала Камчик в Ферганскую долину, каменистые склоны, № 593, 28 VI 1959, В. П. Бочанцев (LE!); ***L. latifolium*** L. — Сыр-Дарьинская обл., Голодно-степский уезд, у пос. Саратовского, на солончаках, 17 VI 1921, Н. И. Кузнецов (LE!); ***L. persicum*** Boiss., subsp. ***arianum*** Hedge — Pflanzen aus Nordost-Afghanistan. Prov. Takhar: Khast-o-Fereng, Nordseite des Yul-Passes gegen Fereng, 1700 m; Phyllitschiefer, N 11938, 19 VII 1965, D. Podlech. (LE!); ***L. songoricum*** Schrenk — Казахская ССР, Центрально-Казахстанский мелкосопочник, Карагандинская обл., в 22 км к ВСВ от пос. Чижегай, ЮВ оконечность горы Узунжал, № 4175, 31 V 1966, З. В. Карамышева, Н. И. Никольская, Е. И. Рачковская, И. Н. Сафронова (LE!).

Результаты и обсуждение

Пыльца всех изученных видов *Stroganowia* 3-бороздная. У *S. leventii* в одном образце наряду с 3-бороздными пыльцевыми зернами встречаются 4- и 5-бороздные (табл. I, *1—8*). Соотношение их у 2 изученных нами форм этого вида различно. Так, у *S. leventii* var. *leventii* содержание 4-бороздных зерен составляет 10 %, а 5-бороздных — 2 %. У *S. leventii* var. *pilosa* 4-бороздные зерна составляют лишь 1 %, а 5-бороздные не встречаются вовсе.

В целом для рода характерна широкоэллипсоидальная и лишь для немногих видов (*S. bupleuroides*, *S. tiehmii*) почти сфероидальная форма (табл. I, *9—14*). Форма пыльцевого зерна — признак относительно постоянный. Однако у *S. paniculata* и *S. leventii* в одном и том же образце встречаются и эллипсоидальные, и почти сфероидальные пыльцевые зерна. При этом у *S. paniculata* эллипсоидальных зерен около 40 % (табл. I, *15*, *16*), а у *S. leventii* var. *leventii* — примерно 60 %.

Очертания с экватора эллиптические или округлые, с полюса слабо трехлопастные. У большинства видов края пыльцевых зерен слегка волнистые, однако у *S. bupleuroides*, *S. cardiophylla*, *S. kazachstanica*, *S. subalpina* и *S. paniculata* они почти ровные.

Род характеризуется некрупными пыльцевыми зернами, с максимальной осью чуть больше 20 мкм (см. таблицу). Исключение составляет *S. leventii* var. *leventii* с более крупной пыльцой. Изученные разновидности этого вида различаются по степени вариабельности размеров пыльцы. Так, у *S. leventii* var. *leventii* на долю крупных пыльцевых зерен приходится 30 %, тогда как у другой разновидности этого же вида *S. leventii* var. *pilosa* крупных зерен не более 3 %. Следует отметить, что размеры пыльцевых зерен у *S. leventii* var. *leventii* значительно колеблются. Так, длина полярной оси изменяется от 29.2 до 41.7 мкм, а экваториальный диаметр от 26.0 до 40.0 мкм. У других исследованных видов такой изменчивости по размерам пыльцы нет.

У большинства видов борозды достаточно длинные, 1.5—2.5 мкм шир., с ровными или слегка волнистыми краями, острыми концами и зернистой мембраной. У *S. litwinowi* ширина борозд достигает 3.4 мкм, а у американского вида *S. tiehmii* от 2.6 до 4.2 мкм.

Мезокольпиум эллиптический, от 10.9—11.9 (*S. bupleuroides*) до 15.7—26.1 мкм (*S. leventii* var. *leventii*).

Экзина относительно толстая, тектатно-колумеллятная. Светооптический микроскоп позволяет рассмотреть хорошо развитый тектум и ровные, длинные булаво-

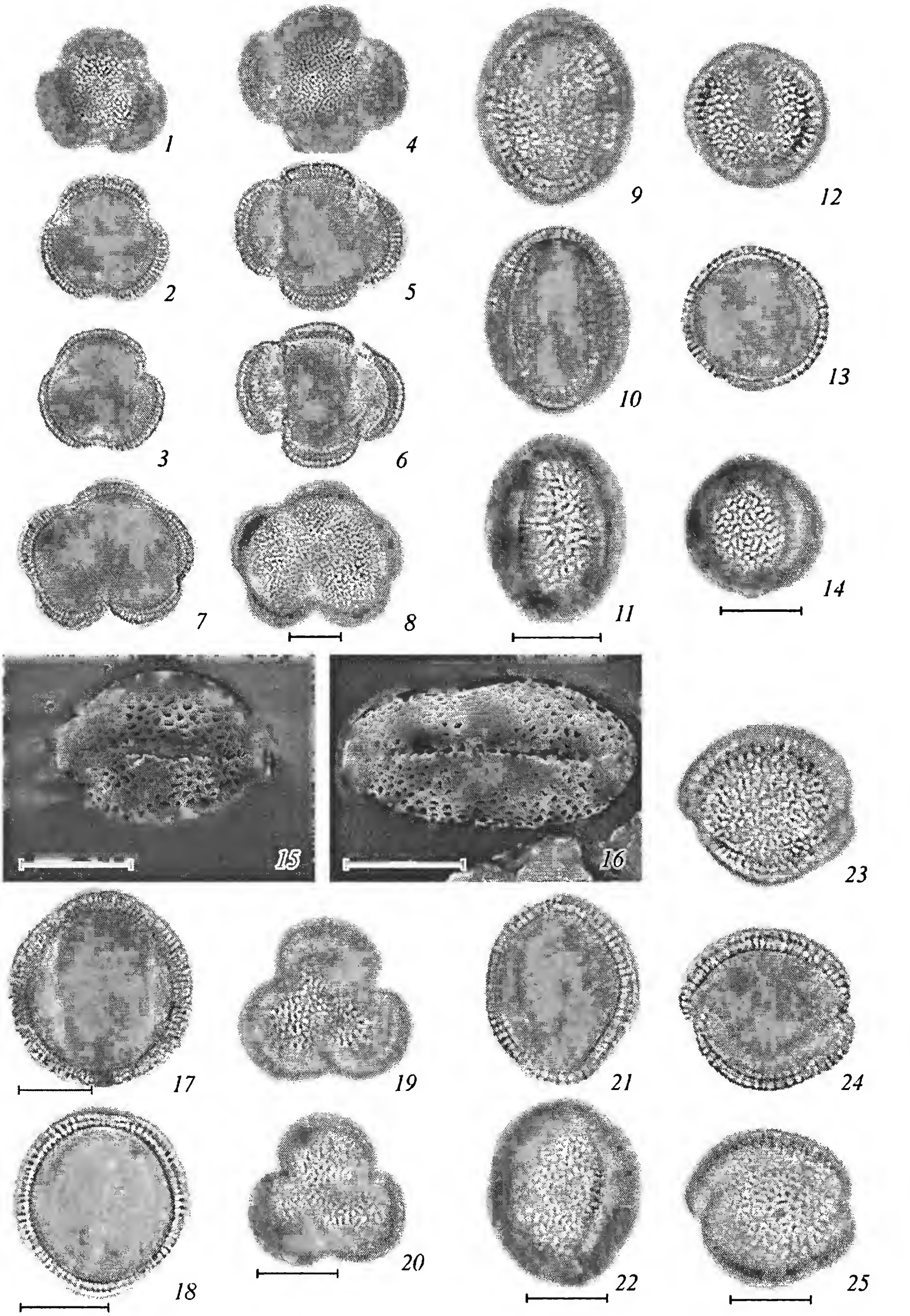


Таблица I. Пыльцевые зерна представителей рода *Stroganowia*.

1—8 — *S. leventii* var. *leventii*: вид с полюса; *9—11* — *S. angustifolia*: вид с экватора; *12—14* — *S. bupleuroides*: вид с экватора; *15, 16* — *S. paniculata*: вариации формы пыльцевых зерен; *17* — *S. leventii* var. *leventii*: вид с экватора; *18* — *S. subalpina*: вид с экватора; *19, 20* — *S. intermedia*: вид с полюса; *21—25* — *S. intermedia*: вид с экватора. Масштабная линейка — 10 мкм.

К с. 1337

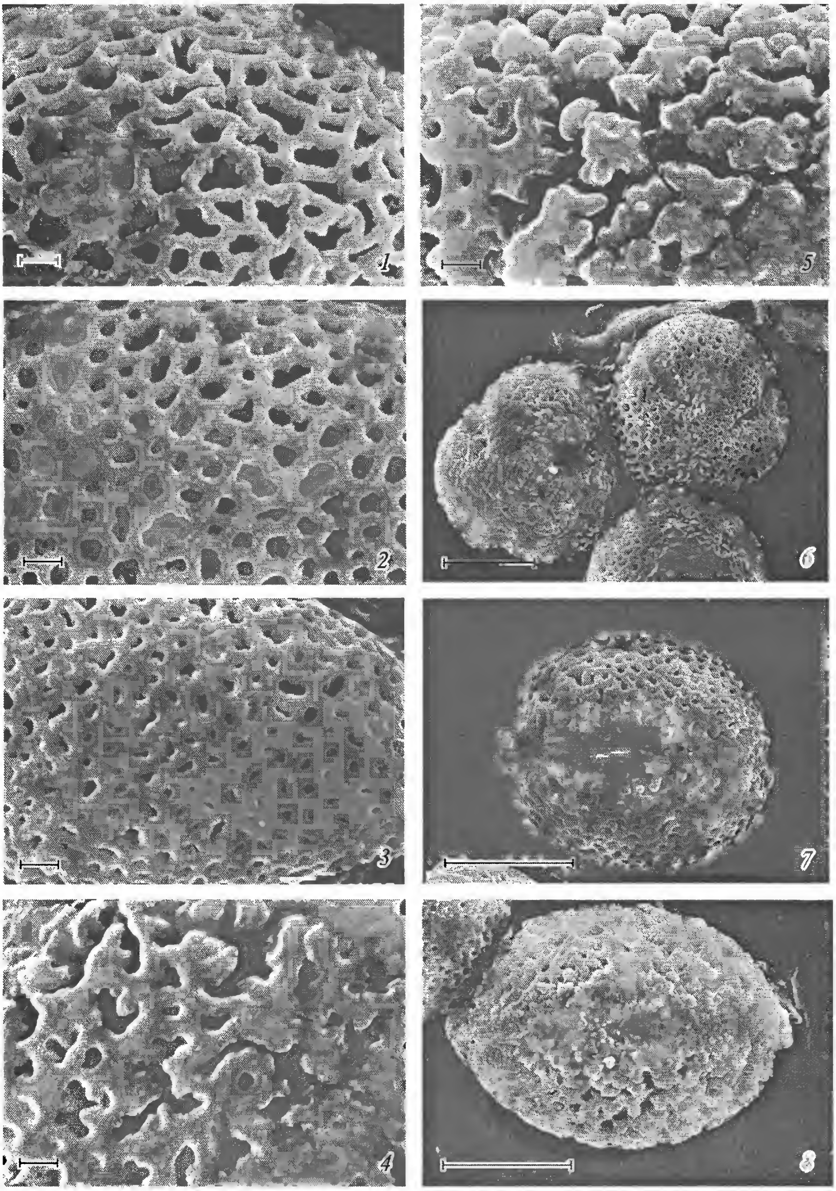


Таблица II. Скульптура экзины пыльцевых зерен представителей рода *Stroganowia*.

1 — *S. intermedia*: крупносетчатая скульптура; *2* — *S. brachyota*: среднесетчатая скульптура; *3* — *S. litwinowi*: мелкосетчатая скульптура; *4* — *S. leventii* var. *pilosa*: лабиринтообразная скульптура; *5* — утолщение стенок ячей в скульптуре *S. leventii* var. *leventii*; *6* — *S. leventii* var. *leventii*: вид с полюса; *7* — *S. paniculata*: вид с экватора; *8* — *S. leventii* var. *leventii*: вид с экватора. Масштабные линейки, мкм: *1*—*5* — 1; *6*—*8* — 10.

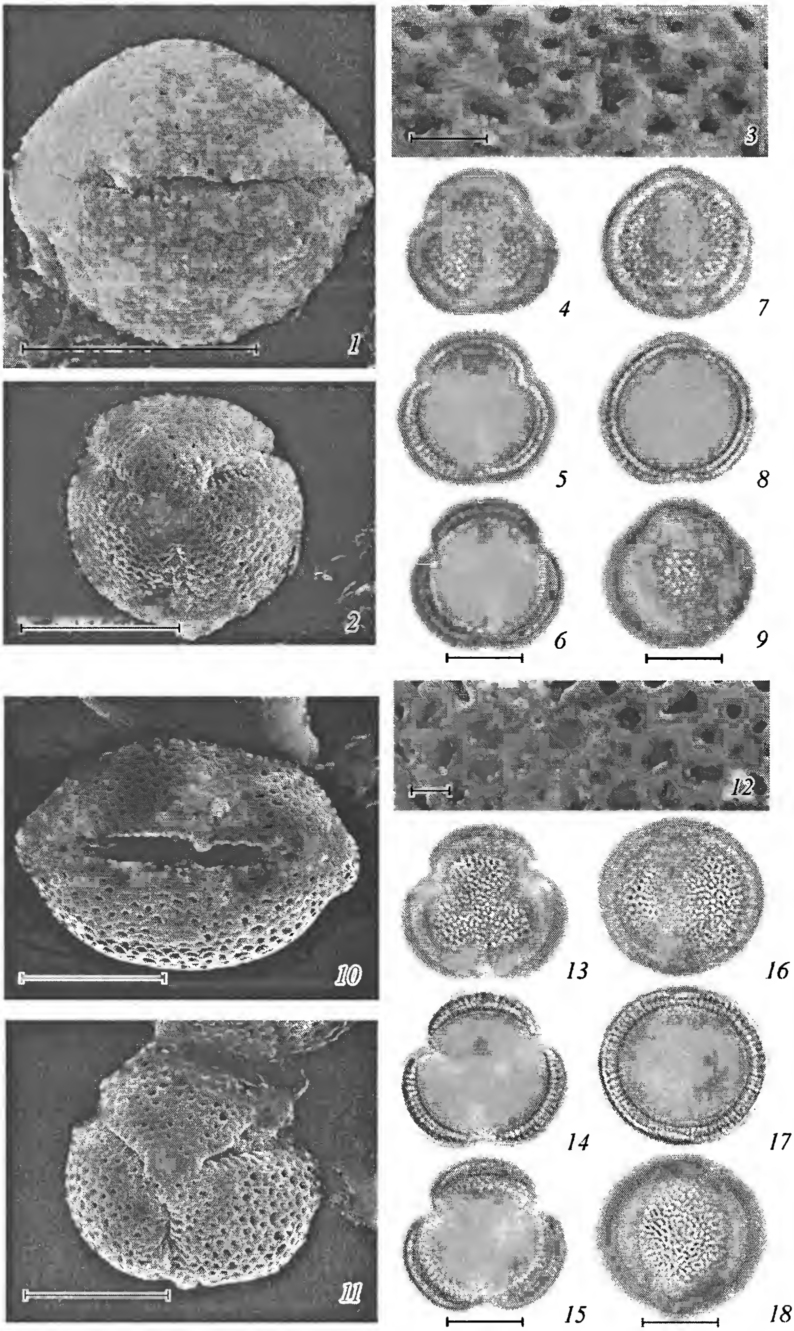


Таблица III. Пыльцевые зерна *Stroganowia kazachstanica* (*1—9*) и *S. tiehmii* (*10—18*).

1 — вид со стороны борозды, *2* — вид с полюса, *3* — деталь скульптуры, *4—6* — вид с полюса, *7—9* — вид с экватора, *10* — вид со стороны борозды, *11* — вид с полюса, *12* — деталь скульптуры, *13—15* — вид с полюса, *16—18* — вид с экватора. Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 4—11, 13—18* — 10; *3, 12* — 1.

К с. 1338

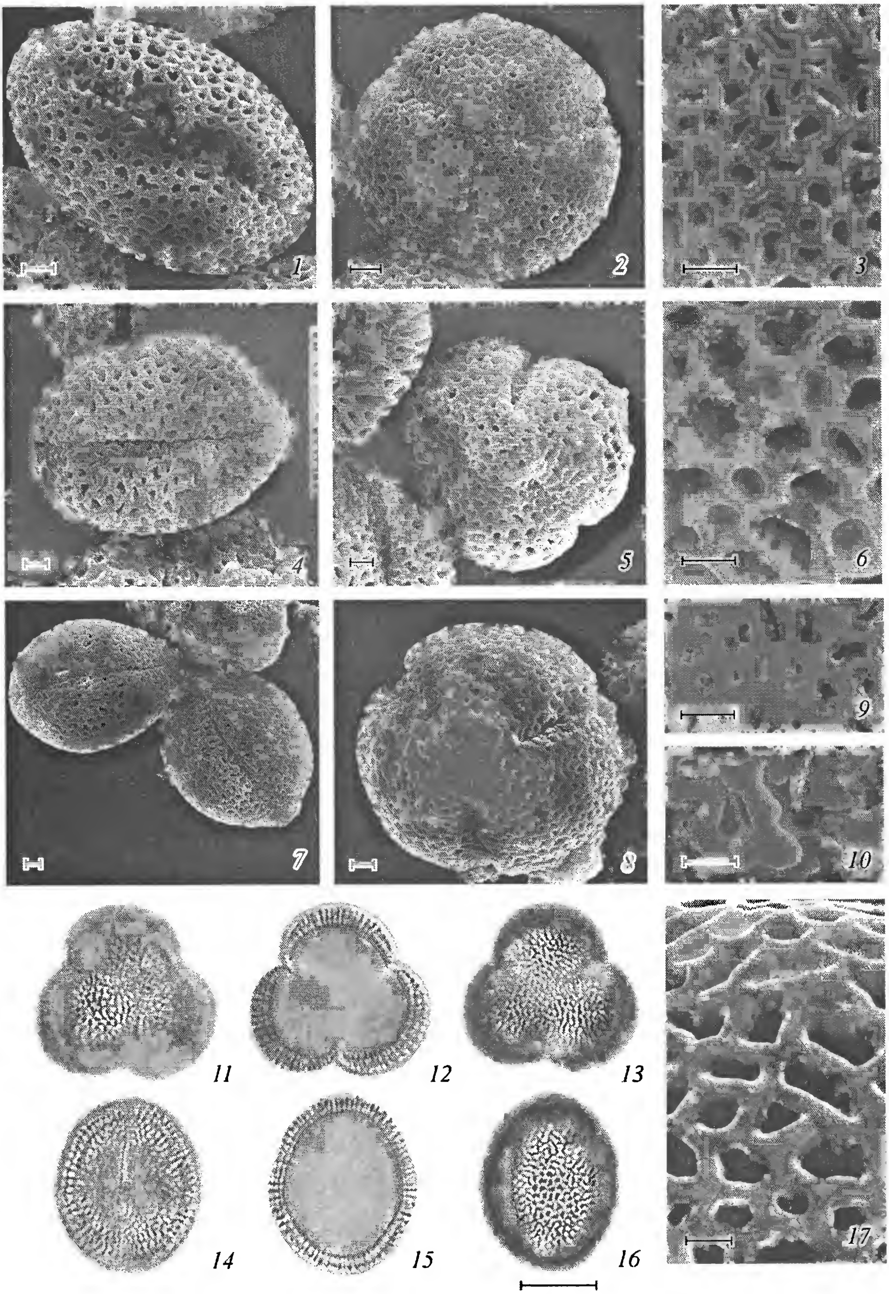


Таблица IV. Пыльцевые зерна видов рода *Lepidium* (*1—10*) и *Stubendorffia gracilis* (*11—13*).

Lepidium persicum: *1* — вид со стороны борозды; *2* — вид с полюса; *3* — деталь скульптуры. *L. latifolium*: *4* — вид со стороны борозды; *5* — вид с полюса; *6* — деталь скульптуры. *L. songoricum*: *7* — вид со стороны борозды; *8* — вид с полюса; *9, 10* — детали скульптуры. *Stubendorffia gracilis*: *11—13* — вид с полюса; *14—16* — вид с экватора; *17* — деталь скульптуры. Масштабные линейки, мкм: *1—10, 17* — 1; *11—16* — 10.

видные колумеллы. По толщине и строению экзины можно выделить 2 группы видов (табл. I, *17*, *18*).

В 1-ю группу вошли *S. leventii* var. *leventii*, *S. tiehmii* с толщиной экзины более 2.0 мкм (*S. leventii* var. *leventii* — 2.1—4.1, *S. tiehmii* — 2.6—3.0 мкм). Экзина этих представителей имеет относительно тонкий тектум, с длинными, тонкими, слегка расширенными кверху колумеллами, которые более или менее плотно прилегают друг к другу.

Во 2-ю группу вошли *S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. brachyota*, *S. bupleuroides*, *S. cardiophylla*, *S. intermedia*, *S. leventii* var. *pilosa*, *S. litwinowi*, *S. paniculata*, *S. subalpina*, *S. tolmaczevii*. Для пыльцы этих видов характерна более тонкая экзина, 1.2—1.8 мкм толщ. Группа разделяется на 2 подгруппы по толщине тектума. В 1-ю подгруппу вошли виды (*S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. brachyota*, *S. bupleuroides*, *S. cardiophylla*, *S. paniculata*, *S. subalpina*, *S. tolmaczevii*) с относительно толстым тектумом, булавовидными, более разреженными колумеллами. У представителей 2-й подгруппы (*S. intermedia*, *S. leventii* var. *pilosa*, *S. litwinowi*) тектум тонкий.

Общим для всех *Stroganowia* является мелкосетчатый тип скульптуры, который отчетливо просматривается даже под световым микроскопом. СЭМ позволяет уточнить некоторые детали строения сетки. Ячеи имеют разную форму, в очертании они могут быть округлыми или округло-угловатыми. По характеру скульптуры исследованные виды можно разделить на 3 группы: с мелкосетчатой, среднесетчатой и крупносетчатой пыльцой (табл. II, *1*—*3*). Однако четких границ между этими группами провести не удается из-за существования переходных типов.

К крупносетчатым можно отнести пыльцевые зерна *S. affghana*, *S. intermedia*, *S. paniculata* (№ 1770, А. И. Михельсон). Ячеи сетки более или менее вытянутые, до 2.0 мкм дл., около 0.8 мкм шир., неправильной формы, с извилистыми краями, угловатые в очертании. Ширина стенок ячей 0.2—0.3 мкм. У разных видов отношение длины ячеи к ширине стенки может несколько различаться. Так, у *S. affghana* это отношение 3 : 1, у *S. intermedia*, *S. paniculata* (№ 1770, А. И. Михельсон) — 4 : 1.

S. angustifolia, *S. brachyota*, *S. leventii*, *S. tolmaczevii* имеют пыльцу со среднесетчатой скульптурой. Ячеи сетки слегка вытянутые, до 1.3 мкм дл. и до 0.6 мкм шир., в большинстве случаев неправильной формы, округлые или округло-угловатые в очертании. Ширина стенок 0.3—0.5 мкм, отношение длины ячей к ширине стенки 2 : 1.

Мелкосетчатые пыльцевые зерна характерны для *S. bupleuroides*, *S. cardiophylla*, *S. kazachstanica*, *S. litwinowi*, *S. subalpina*, *S. tiehmii*. Ячеи сетки неправильной формы, создается впечатление, что крупные образовались за счет слияния мелких. Ячеи могут быть округлыми, продолговатыми или щелевидными. Длина ячей в этой группе не превышает 0.8 мкм. Отношение диаметра ячеи к ширине стенки составляет примерно 1 : 1. На стенках имеется едва заметный тонкий гребень. У видов этой группы наблюдается некоторое различие в характере скульптуры на полюсах и мезокольпиумах. На полюсах ячеи, как правило, округлые и более мелкие, тогда как на мезокольпиумах преобладают слегка вытянутые. У *S. subalpina* размеры ячей на полюсе не меняются. У полиморфного вида *S. paniculata* большинство изученных образцов характеризуется крупносетчатыми пыльцевыми зернами, за исключением одного из исследованных образцов (№ 8170, P. Furse), который отличается от остальных мелкосетчатой скульптурой пыльцы.

По характеру скульптуры выделяются некоторые образцы *S. leventii* и *S. paniculata* (табл. II, *4*—*8*). Наряду с обычным сетчатым вариантом в разных образцах встречаются пыльцевые зерна с разомкнутыми, лабиринтообразными ячеями. Размыкание стенок происходит на участках вблизи борозд, стенки ячей становятся более извилистыми, сами ячеи походят на проходы в лабиринте. При этом борозды становятся менее глубокими и приобретают бугорчатую мембрану (табл. II, *7*, *8*). У *S. leventii* var. *leventii* сильно утолщаются стенки ячеек, их толщина может достигать 2.0 мкм, стенки становятся толстыми и выпуклыми (табл. II, *5*).

Проведенное палиноморфологическое исследование показало, что *S. intermedia*, *S. leventii, S. litwinowi* и *S. paniculata* присуща вариабельность таких признаков, как форма и размер пыльцевых зерен, а также число апертур. Подобный полиморфизм пыльцы крестоцветных неоднократно описывался в литературе (Синская, 1928; Чигуряева, 1958, 1968; Erdtman, 1958). А. А. Чигуряева (1968) отмечала, что причинами полиморфизма могут быть нарушения при мейозе, уродства, гибридизация. Однако до сих пор нет удовлетворительного объяснения данного явления. На наш взгляд, вариабельность пыльцы у названных видов *Stroganowia*, вероятно, связана с их относительной молодостью и неустойчивостью. Обнаруженные атипичные пыльцевые зерна (табл. I, *19—25*) вписываются в типы классификации, которую предложил А. Е. Пожидаев (Pozhidaev, 1998).

Как и в большинстве родов *Crucifera* (Халилов, Архангельский, 1991; Anchev, Deneva, 1997, и др.), пыльца *Stroganowia* достаточно однообразна. Поэтому достоверно отличить виды по пыльце не представляется возможным.

На общем фоне однообразия выделяется пыльца недавно описанного В. И. Дорофеевым вида *S. leventii*, отличающегося от других видов более крупными размерами, толстой экзиной, образованной очень тонкими, длинными колумеллами, тесно прилегающими друг к другу, и самое главное — характером поверхности скульптуры. Пыльцевые зерна этого вида хорошо отличаются от зерен других видов даже при изучении в световом микроскопе. По характеру скульптуры вид полиморфен: наряду с обычной сетчатой скульптурой часто встречаются пыльцевые зерна с разомкнутыми, лабиринтообразными утолщенными стенками ячеек.

Палиноморфологический анализ систем рода (Павлов, 1939; Бочанцев, 1984) показал, что выделенные нами группы видов по особенностям строения экзины не согласуются с секционным делением рода данных авторов.

При работе с гербарным материалом *S. paniculata* был обнаружен образец, по макропризнакам отличающийся от остальных. При дальнейшем детальном изучении макроморфологических и анатомических признаков он был описан как новый вид *S. kazachstanica* A. Karpova (Карпова, 2006). Палиноморфологическое исследование, также выявило определенные различия и в строении пыльцевых зерен (табл. III, *1—9*), что подтвердило наше предположение об ошибочном определении данного экземпляра. По характеру скульптуры вид отличается не только от *S. paniculata*, но и от других исследованных видов *Stroganowia* наличием тонкого гребня на стенках ячей. Гребень образует многогранник вокруг каждой ячейки (табл. III, *3*).

Необходимо отметить, что американский вид *S. tiehmii* по пыльце существенно не отличается от группы азиатских видов (табл. III, *10—18*). Единственным обнаруженным отличием являются более широкие борозды (табл. III, *10*).

В связи с проблемой родства нами была изучена пыльца 6 наиболее близких к *Stroganowia* видов рода *Lepidium* (*L. cordatum*, *L. crassifolium*, *L. ferganense*, *L. latifolium*, *L. persicum*, *L. songoricum*), а также *Stubendorffia gracilis*, описанной Павловым в составе рода *Stroganowia*.

Пыльца изученных видов *Lepidium* 3-бороздная, с сетчатой экзиной, очень похожа на пыльцу *Stroganowia* (табл. IV, *1—10*), что, вероятно, подтверждает существующую точку зрения об их родстве (Павлов, 1933; Бочанцев, 1984).

Пыльца *Stubendorffia gracilis* отличается от пыльцы большинства видов рода *Stroganowia* более крупными размерами, более толстой экзиной, более крупными и глубокими ячеями сетки (табл. IV, *11—17*). Этот вид хорошо отличается от представителей *Stroganowia* по пыльце в период бутонизации, цветения и созревания плодов.

Выводы

Род *Stroganowia* в палиноморфологическом отношении довольно однообразен. Видовые различия касаются мелких деталей строения скульптурных элементов и могут быть использованы в систематике в качестве дополнительного признака для разграничения некоторых видов. Полученные палиноморфологические данные не согласуются с секционным делением рода. Пыльца *Stroganowia* сходна с пыльцой *Lepidium* и *Stubendorffia*, что, вероятно, свидетельствует о родстве этих таксонов. Выделить признаки, позволяющие различать эти роды по пыльце, не удается.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В. Ф. Тарасевич, А. Е. Пожидаеву, Л. А. Карцевой за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Некоторые особенности расселения крестоцветных (*Brassicaceae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 825—829.

Бочанцев В. П. Род *Stroganowia* Kar. et Kir. (*Cruciferae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 72—81.

Дорофеев В. И. Крестоцветные (*Cruciferae* B. Juss.) Европейской России и Северного Кавказа: Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2004. 32 с.

Дорофеев В. И., Коротяев Б. А., Гюльтекин Л. Новый вид рода *Stroganowia* Kar. et Kir. (*Cruciferae*) из Северо-Восточной Турции и связанные с ним долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2004. Т. 109. Вып. 2. С. 72—75.

Карпова А. П. Новый вид *Stroganowia* Kar. et Kir. (*Cruciferae*) из Казахстана // Новости систематики высших растений. СПб., 2006. Т. 38. С. 131—133.

Павлов Н. В. Краткий обзор рода *Stroganowia* Kar. et Kir. // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 5. С. 362—369.

Павлов Н. В. Род 663. Строгановия — *Stroganowia* Kar. et Kir. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 524—541.

Синская Е. Н. К познанию закономерностей в изменчивости сем. *Cruciferae* // Тр. по прикл. бот. 1928. Т. 13. Вып. 3. С. 15—89.

Чигуряева А. А. О внутривидовом деморфизме пыльцы // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1968. Т. 33. Вып. 3. С. 67—75.

Чигуряева А. А. Морфология пыльцы *Brassicaceae* // Вопросы ботаники Юго-востока. Саратов, 1975. Вып. 1. С. 76—120.

Халилов И. И., Архангельский Д. Б. Палинологическое изучение видов рода *Crambe* (*Brassicaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1582—1586.

Anchev M., Deneva B. Pollen morphology of seventeen species form the family *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Phytol. Balcan, 1997. Vol. 3. N 2—3. P. 75—82.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Rollins R. C. A new species of the Asiatic genus *Stroganowia* (*Cruciferae*) from North America and its biogeographic implications // Syst. Bot. 1982. Vol. 7. N 2. P. 214—220.

Pozhidaev A. E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. I. Formation of 3-colpate patters and endoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. Vol. 104. P. 67—83.

SUMMARY

Pollen morphology of 13 species from the genus *Stroganowia*, 6 species of *Lepidium* and *Stubendorffia gracilis* has been examined using the light and scanning electron microscope (SEM). The all species investigated have similar pollen morphology. Pollen grains of *Stroganowia* are 3-colpate (4—5-colpate), elliptic or subspheroidal, middle-sized, with reticulate exine. The similarity of morphological features makes pollen characters of limited value in species delimitation. However, there are some differences in size of the grains, exine thickness and exine sculpture. Three different types were distinguished on the basis of lumina size. The palynological data do not agree with the systems suggested by Pavlov (1933) and Botschantzev (1984).

Several examined specimens of *Stroganowia paniculata* have variation in pollen morphology.

The pollen of *Stroganowia leventii* is unique in the genus *Stroganowia*. The intraspecific variation of pollen size and exine sculpture in *S. leventii*, as seen, could imply that the species has a genetic instability.

During flowering, *Stubendorffia gracilis* is difficult to distinguish from *Stroganowia*. It is possible to use pollen morphology to separate *Stubendorffia gracilis* and *Stroganowia*.

The palynological data confirm the rank of a new species *S. kazachstanica*.

Pollen morphology supports the suggestion of a close relationship between *Stroganowia*, *Lepidium*, *Stubendorffia*.

УДК 581.526.33(470.23) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 9

© В. А. Смагин

СОЮЗ BISTORTO—CARICION DIANDRAE ALL. NOV. НА БОЛОТАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

V. A. SMAGIN. THE ALLIANCE BISTORTO—CARICION DIANDRAE ALL. NOV. IN THE FENS OF THE TAIGA ZONE OF EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: amgalan@list.ru

Поступила 17.11.2006
Окончательный вариант получен 13.02.2007

Рассмотрена растительность открытых болот богатого напорного минерального питания таежной зоны Европейской России. В Центральной Европе на подобных болотах произрастают сообщества, относимые к союзу Caricion davallianae Klika 1934. На Северо-Западе европейской части России проходит важный ботанико-географический рубеж, разделяющий растительность травяно-гипновых евтрофных болот, который является границей синтаксонов ранга не ниже союза. Сообщества, произрастающие на болотах богатого напорного минерального питания большей части территории таежной зоны Европейской России, относятся к союзу Bistorto—Caricion diandrae, включающему 3 ассоциации: Bistorto—Caricetum appropinquatae Корчагин 1940, Bistorto—Caricetum diandrae Корчагин 1940, Carici (rostratae)—Poetum pratensis ass. nov.

Ключевые слова: открытые евтрофные болота, классификация растительности, таежная зона Европейской России.

Ранее (Смагин, 2004) был опубликован обзор растительности открытых евтрофных болот России, где была дана краткая характеристика ассоциаций. В данной работе охарактеризован союз Bistorto—Caricion diandrae. Сообщества союза были обнаружены мною в 1986 г. на ключевых болотах Белозерского и Устюженского районов Вологодской обл. Затем они несколько раз отмечались на территории Архангельской обл. В фитоценотеке имелись их описания, сделанные М. С. Боч в Печоро-Илычском заповеднике. Ко времени написания сводки о растительности болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993) таких описаний было сделано мало, что не позволило нам определить их синтаксономическое место. Тогда все сообщества, в составе которых ведущую роль играли *Carex appropinquata*[1] и *C. diandrae*, были отнесены к ассоциациям Caricetum diandrae Jonas 1932 и Caricetum appropinquatae Koch (1925) Soó 1938. Включение в состав этих ассоциаций, весьма разнородных по видовому составу и экотопам растительных сообществ, затруднило их характеристику, не позволило установить их синтаксономический ранг, эти ассоциации были рассмотрены без отнесения к высшим синтаксономическим единицам. В дальнейшем, начиная с 1999 г., мне удалось обнаружить несколько десятков ключевых болот на востоке Ленинградской обл. и существенно пополнить базу данных болотной растительности описаниями травяно-гипновых и травяно-сфагновых сообществ. Синтаксономический анализ большого числа описаний позволил выявить различия между сообществами лимногенных низинных болот, относящихся к ассоциациям Caricetum diandrae и Caricetum appropinquatae, и сообществами солигенных болот, которые, по нашему мнению, следует относить к другим ассоциациям и союзу. Эти синтаксоны четко отличаются от тех, к которым относится растительность ключевых болот Европы.

В статье для характеристики растительности союза Bistorto—Caricion diandrae использовано 124 геоботанических описаний. Объектами исследования явились ключевые болота. Это редкий тип болот, приуроченный к районам с расчлененным рельефом, где происходит разгрузка подземных водоносных горизонтов. Чаще всего они находятся в местах с близким залеганием к поверхности известковых пород ордовикского или каменноугольного возраста. На географическом распространении и ландшафтном положении этого типа болот имеет смысл остановиться подробнее. Можно лишь отчасти согласиться с мнением И. Д. Богдановской-Гиенэф (1927) о том, что, «не занимая нигде большой площади, ключевые болота, однако, нередки». Это утверждение не вполне соответствует истине, потому что распределены они крайне неравномерно. Иногда на небольшой площади, например в долине верховьев р. Воложба, на участке длиной 2 км можно найти более двух десятков таких болот, и в то же время их поиск на большей части остальной территории Ленинградской обл. будет бесполезным.

На территории Ленинградской обл. известно ограниченное число мест нахождения болот этого типа: в Кингисеппском р-не, по краям Крикковского плато (Богдановская-Гиенэф, 1927), в Лужском р-не, по долине р. Облы (Самбук, 1930), в окрестностях г. Луга, вокруг Молосовских озер. Болота богатого напорного минерального питания встречаются в долинах рек, пересекающих Ордовикское плато на территории Гатчинского и Ломоносовского районов. Многие из них уничтожены или сильно трансформированы в ходе хозяйственной деятельности человека, так как территория сильно освоена. В то же время ряд молодых болот обязан своим возникновением человеческой деятельности. Они появились на месте вскрытия водоносных горизонтов при выработке известковых карьеров. Другим районом, где были встречены болота этого типа, является юго-восток области. М. С. Боч находила небольшие болота у Волошинского и Струкского озер, ключевой бугор в лесу — недалеко от долины р. Рагуши. Именно на юго-востоке области, в пределах Бокситогорского р-на, и были сосредоточены наши усилия по поиску и изучению ключевых болот в последние годы. Обнаружено несколько десятков ключевых болот в долинах рек Чагоды, Воложбы, Соминки. Верховья ручья Проковского, одного из истоков р. Шигалки, представляют собой сплошное ключевое болото длиной несколько километров. Удалось найти ключевые болота и там, где ранее они были неизвестны — на северо-востоке Ленинградской обл., в Подпорожском р-не. Болота этого типа географически широко распространены, но найти их трудно.

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995), мхов — по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992).

И. Д. Богдановская-Гиенэф (1927), вслед за H. Steffen (1922), различает следующие типы ключевых болот: ключевые бугры, висячие болота (с выходом ключей и без), ключевые топи и выходы ключей на низинных болотах. В Кингисеппском р-не (Богдановская-Гиенэф, 1927) встретились ключевые болота первых двух упомянутых типов. Ф. В. Самбук (1930) тип висячих болот подразделяет на два — собственно висячие и покатые. Нами на юго-востоке и востоке Ленинградской обл. были найдены болота всех перечисленных типов. Самыми распространенными являются покатые болота, располагающиеся у подножия склона, с которого поступают богатые грунтовые воды. К этому типу относятся все болота в долине верховьев р. Воложбы, бóльшая часть встреченных — в долине рек Чагоды, Соминки, верховьев Шигалки (ручей Проковский). Примером его также является участок верховой болотной системы — Никандровского болота (Псковская обл., Порховский р-н), примыкающий к пересекающей ее высокой минеральной гряде, из-под подошвы которой выходят ключевые воды. Благодаря этому на краю верхового массива образовался участок ключевого болота. Висячие ключевые болота несколько раз отмечались в долине р. Чагода, есть они и в истоках р. Шигалки. Ключевые бугры встречаются редко, бывают разной высоты и размеров, диаметр их основания варьирует от нескольких метров до сотен метров. Крупные ключевые бугры были найдены нами лишь на территории Архангельской обл. Ключевые топи, по крайней мере в Ленинградской обл., явление редкое. Нами обнаружено одно такое болото в глубокой межморенной котловине, находящейся к северо-западу от оз. Вожанского. Примером ключевого участка на низинном болоте может служить южная часть болота Кукигарь (Подпорожский р-н), являющегося болотной системой со сложным гидрологическим режимом. Большинство встреченных нами ключевых болот представляет собой небольшие по площади отдельные массивы. Некоторые из них составляют болотную систему каскадного типа, занимающую террасы разного уровня. Вблизи впадения р. Пчелинка в р. Чагоду имеется сложная болотная система, состоящая из верхового болота на плакоре, резко сменяемого лесным болотом ключевого питания, расположенном вдоль края речной долины. Далее на склонах, обращенных в сторону рек Чагоды и Пчелинки, лесное ключевое болото сменяется открытым висячим, осоково-гипновым. Бóльшая часть ключевых болот долины р. Чагода в той или иной мере пострадала от деятельности человека. Следствием осушительной мелиорации стала трансформация болотной растительности на участках, непосредственно примыкающих к дренажным каналам, а также сокращение площади болот. Ряд болот оказался и вовсе полностью уничтожен. Вывалы торфа оставлены для зарастания и превращения в пустоши, о характере былой растительности свидетельствует многочисленный *Parnassia palustris*. Однако в настоящей работе трансформированной растительности мы касаться не будем.

Рассмотрение растительности ключевых болот России предварим обзором имеющейся информации о таковой в соседних странах. При этом мы не будем касаться растительности союза Caricion davallianae, отличия от него обсуждаемой здесь растительности показаны ранее (Смагин, 2004).

С начала XX в. ключевые болота неоднократно описывались на территории Швеции и Финляндии — Hypnum trichoides—Moor, Paludella—Hypnum trichoides—Moor (Cajander 1903a, b), Sphagnum warnstorfii-reiche Siedlungen Warén 1926; Sphagnum warnstorfii Braunmoore, Campylium stellatum Braunmoore, Paludella squarrosa Braunmoore (Ruuhijarvi, 1960) и мн. др. Растительность ключевых болот сильно варьирует по регионам. На большей части Центральной Европы растительность болот богатого напорного минерального питания представлена сообществами, состав которых отвечает признакам союза Caricion davallianae. Сторонники флористического метода классификации растительности трактуют этот союз очень широко, записывая в его синонимы синтаксоны, выделенные в совершенно иных регионах и природных зонах, включающих сообщества совершенно иного видового состава. Так делает, в частности, G. M. Steiner (1992), относя к синонимам союза Caricion davallianae союз Sphagneto warnstorfiani—Tomenthypnion (Sphagneto—Tomenthypnion), выделенный E. Dahl (1956) при исследовании растительности горной области Норвегии Rondane, и дополненный материалами с горных болот Чехословакии (Rybniček, 1974). Но далеко не всякая растительность болот богатого минерального питания и тем более не во всех регионах должна быть отнесена к союзу Caricion davallianae. В частности, растительность, описанная E. Dahl и K. Rybniček, никак не соответствует признакам этого союза. При этом, по нашему мнению, K. Rybniček был не прав, отнеся сообщества, произрастающие на болотах горных частей Чехословакии, к союзу, выделенному при описании растительности в горах Скандинавии. При внимательном рассмотрении (табл. 1) видно, что отличия между ассоциациями, положенными в основу союза двумя этими исследователями, весьма велики. K. Rybniček, видимо, привлекло название союза, действительно соответствующее типу растительности широкого географического ареала. Для союза оно не подходит, а соответствует синтаксону ранга не ниже порядка. E. Dahl в рамках выделенного союза описал одну ассоциацию Aulacomnieto—Sphagnetum warnstorfii Dahl 1956. Ее сообщества, согласно прилагаемой автором картосхеме, занимают местообитание, близкое по экологическим параметрам к грядам аапа-болот. Они располагаются на периферии евтрофного горного болота, центральная вогнутая часть которого покрыта сообществами Calliergonetum straminei paludelletosum Dahl 1956. Dahl (1956) считал, что выделенный им союз включает растительность, описанную ранее Cajander (1930a, b), Warén (1926), K. Rybniček (1974) в рамках предложенного с некоторыми изменениями в названии союза, и выделил 3 ассоциации: Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii Rybniček 1974, Sphagno—Caricetum appropinquatae (Smarda 1948) Rybniček 1974, Sphagno—Caricetum lasiocarpae Steffen 1931. Вторая ассоциация показана нами в табл. 1 (синтаксон 9). Она сильно отличается по видовому составу от ассоциации, выделенной E. Dahl (табл. 1, синтаксон 13), но имеет незначительные отличия от приводимых в этой же монографии (Rybniček, 1974) ассоциации Agrosti caninae—Caricetum diandrae (союз Eriophorion gracilis) и Caricetum diandrae (союз Caricion canescentis-fuscae) (табл. 1, синтаксоны 4—6). Близкий видовой состав имеют эти ассоциации с ассоциациями Caricetum diandrae (табл. 1, синтаксон 7) и Caricetum paradoxae (табл. 1, синтаксон 8), выделенными на болотах Чехословакии же Vicherek (1958) и рассматриваемыми им в рамках союза Caricion paradoxae Vicherek 1958. В этих ассоциациях несколько более заметны виды союза Caricion davallianae, они представляют синтаксономический континуум. Сравнение приводимых в европейской литературе описаний ассоциаций, имеющих названия Caricetum diandrae, Caricetum appropinquatae, Caricetum paradoxae (при этом с даваемым им разным авторством), и ряда других, в названии которых использованы эти 2 вида осок, показало, что к ним относятся весьма не схожие сообщества. У некоторых авторов они объединяют сообщества типичных низинных лимногенных болот и соответствуют типу асс. Caricetum diandrae Jonas 1932. У других к этим ассоциациям отнесены сообщества, близкие по составу к описанным Rybniček. Примером могут служить синтаксоны, описанные на терри-

ТАБЛИЦА 1

Синтаксоны, относимые к порядку (союзу) Sphagno warnstorfii—Tomentypnietalia

Виды	Россия			Центральная Европа									Северная Европа							Россия, Урал		
	Синтаксоны																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
D Scheuchzerio—Caricetea nigrae																						
Menyanthes trifoliata	IV	V	III	V	V	V	V	IV		IV		IV		IV			IV	II	II			2
Carex rostrata	IV	III	V	V	V	V	III	II	V	II	II	III	I	I		+	II	II	III			2
Equisetum fluviatile	V	III	III	III	IV	IV			II	II	III	III	III	+		I	IV	I	II			
Galium palustre	III	III	III	V	IV	IV	V	V			IV			II	II			I	II		2	
Comarum palustre	I	III	+	V	V	V	III	III		III	II	IV		II	III	+	III	r	III			2
D Sphagno warnstorfii—Tomentypnietalia																						
Sphagnum warnstorfii	III	V	II			I			V			V	V	III	IV	V	V	II	II	5	5	5
Aulacomnium palustre	II	IV	III	+		II	V	IV	V		II	IV	V	II	V	V	V	r	I	2		
Tomentypnum nitens	II	II	III				I	V	V		II	III	V	III	V	V	V	I	II			
Angelica sylvestris	III	II	II	II	II	II		IV	II		I		I	II	IV	III	+	I	I	2		
Equisetum palustre	II	II	II	III	II	III	III	V	III					III	IV	IV	II	II	+			
Galium uliginosum	V	IV	III	III	III	III		II	V		IV	II		III	II	III	+	I				
Carex dioica	II	II	I				III	II		V			IV	II	III	IV	V	III				6
Epipactis palustris	III	II	II				I		V	IV		I		II								
Paludella squarrosa	I	II	I						III			V	IV		III	II	II	+	V			3
Parnassia palustris	+	I	r			I	V		III				I	I	III	III	r	II	I			
D Bistorto—Caricion diandrae																						
Bistorta major	V	III	II								I									5	3	3
Poa pratensis	IV	IV	V												II	+			+			
Plagiomnium ellipticum	IV	II	III										I			I	I	r	I			
Stellaria crassifolia	+	I	II														r		I		3	

Stellaria alsine	II	+	I																			
Helodium blandowii	II	I	I									V										
Saxifraga hirculus	I	III	III														I	r	II		5	3
Luzula pilosa	II		r												III	I						
Dactylorhiza incarnata	II	III														I	r	r				
Hamatocaulis vernicosus	I	III	II	+	I		I					IV						r		3	3	3
Виды, общие для союза Bistorto—Caricion diandrae и растительности евтрофных болот гор Центральной Европы																						
Carex diandra	II	V	r	V	V	V	III	I	I	V		V						r	+		6	3
C. appropinquata	V	II	III	I	I		V	V	V		V									6		
Rumex acetosa	V	V	V	III	II	II	II		IV				I				r				2	2
Caltha palustris	IV	II	III	IV	IV	IV	IV	V	III		II	II		+				r	I			
Calliergonella cuspidata	II	I	II	V	I			V	III		IV	II										
D предполагаемого союза растительности евтрофных болот гор Центральной Европы																						
Agrostis canina				V	V	V	V	V	IV			I	I	II								
Valeriana dioica				V	III	V	V	V	V		III											
Anthoxanthum odoratum				II	II	III	I	V	V				I									
Briza media	r			II	II	I	V	II	IV		I											
Coccyganthe flos-cuculi	+		r	III	II	III	IV	V	V			III										
Holcus lanatus				III	II	II	III	III	V													
Ranunculus acer				IV	II	II	III	V	III													
Mentha arvensis				IV	II	III	IV	V														
Juncus articulatus				II	III	II	I		II	III		II										
Carex cinerea		+		IV	III	IV	I	III										r	+			
C. echinata				+			II	III	II													
Cirsium palustre	r		r	+		II			V		I											
Luzula multiflora				II	II	I			IV													

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Россия			Центральная Европа									Северная Европа							Россия Урал		
	Синтаксоны																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Ranunculus repens				II			V	IV														
R. flammula				III	III	II																
Sphagnum contortum		r		+	III	III	I		III			III										
S. obtusum		r			II	IV																
S. imbricatum			II		V			V														
S. amblyphyllum			+		III	I		V														
S. palustre						III	II	III														
Myosotis palustris	r		I	III	IV	III	I	III	II		I	I										
Lysimachia vulgaris	I		r	V	II	III	II	I	V		II	II										
Cardamine pratensis	I	II	II	III	III	II	II	V	I			I						r				
Climacium dendroides	r	r	r	III	III			V	III		IV	I										
Lathyrus pratensis							II	III	III					I								
Carex elata							IV	I														
C. lepidocarpa							IV															
Succisa pratensis							IV															
Eleocharis quinqueflora							IV				II											
Sanguisorba officinalis							II			V												
Carex pulicaris							V	V														
Lotus uliginosus							III	III														
Carex acutiformis							III	V				II										
Lysimachia nummularia							III	I		I												
Selinum carvifolia								V														
Drepanocladus aduncus								IV														

Prunella vulgaris								V													1	
Cirsium rivulare								V						+								
Breidleria pratensis								V			I											
Senecio rivularis									III													
Limprichtia cossoni	+	I							III													
Liparis loeselii									III													
Виды, общие для евтрофных болот Северной и горных областей Центральной Европы																						
Carex panicea				IV	II	II		V	III		II			II		+		III				
C. nigra	+	I		IV	V	V	IV	V	IV		III		III	II	IV							
Viola palustris	r		r	III	IV	V	V	V	III			I		III	III							
Bryum pseudotriquetrum	r	II	I	IV	I	I	III		III	IV	V	I			IV	I	I	I	+			
Sphagnum teres		II		IV	II	II			III	I		III			III		+	r	II			
Geum rivale	I	I	r		III	I			IV		II			I	IV	II		I				
Potentilla erecta	r					II	V	V	V		I			V	III	II		III				
Campylium stellatum		+	+			I	IV		I				II	III			II	V				
Eriophorum latifolium	I					I	IV		V					IV		III	I	III	+			
Molinia caerulea		+					I	V			II			V	II	II	II	III	+			
Filipendula ulmaria	II	I	r	+			V	V	V		I			IV	IV	II	r	I	+	3		
Carex flava	r						II		III					V		II		III				
Baeothryon alpinum	r	II	r				II		II					III		I	III	III	+			3
Crepis paludosa	I	II	+					V	IV		II	I		II	III	III		I	+			
Calliergon stramineum						I	IV	IV					II	II		III		II	I	IV		
D предполагаемого союза растительности евтрофных болот Северной Европы																						
Sausurrea alpina													III	I		IV	+	III				
Selaginella selaginoides													V	III	III	V	II	III	+			
Vaccinium uliginosum													I	I	II	III	+	I				

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Россия			Центральная Европа									Северная Европа							Россия Урал		
	Синтаксоны																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Polygonum viviparum													V	II	IV	II		II				
Tofieldia pusilla													I			III	II	III				
Carex vaginata													II	+	III	V	r	+	+			
Hylocomnium splendens													III		IV	II	+					
Solidago virgaurea														I	IV	III	I	r	I			
Juniperus communis														I	IV	II	+	+				
Rubus saxatalis														I	III	+		r				
Trollius europaeus														I		II						
Bartsia alpina													I			II		I				
Equisetum variegatum													II			II		I				
Thalictrum alpinum													V			II		I				
Baeothryon cespitosum																	II	III	+			
Pinguicula vulgaris													II	+		+	+	I				
Carex capillaris													I	I		II		I				
Cirsium heterophyllum															IV	III		r				
Festuca ovina			r										IV			III	+	I				
Festuca rubra			r						II		II			III		II	r	r				
Geranium sylvaticum														+	II	III		I				
Limprichtia revolvens				+			V							V		I	V	+				
Carex saxatilis													V									
Pediculais oederi													V									
Salix reticulata													V									
Salix glauca													IV									
Salix lanata													III									

Cratoneurum commutatum													IV									
Rhizomnium pseudopunctatum													IV									
Luzula frigida													III									
Veronica alpina													III									
D Oxycocco—Sphagnetea, Vaccinio—Piceetea																						
Oxycoccus palustris	II	IV	I									III			III	II	IV	I	IV			3
Andromeda polifolia		III											II	I		II	IV	II	II			3
Betula nana		III											V		II	III	V	II	II			3
Drosera rotundifolia	r	II							III			IV		+		i	+	r				
Sphagnum angustifolium	I	II													IV	+	IV					
Betula pubescens	IV		+											II	IV		I	r				
Picea abies	II		r											+	IV	I	I	r				
Pyrola rotundifolia	II	I	+				IV								III	I	I					
Dactylorhiza maculata	I	II														+		r	+			
Pinus sylvestris	II	II													IV	I	I	+				
Pinus sylvestris подрост	II	II																				
Melampyrum pratense	I	III																				
Chamaedaphne calyculata		+																				
Прочие виды																						
Eriophorum polystachion	I	II	II	III	IV	III	V	V			IV	IV	III			+	I	II	II			
Carex lasiocarpa	I	+	I		I		V	I		IV		I		II		III	III	III	+			3
C. limosa	I	III	II		II	I				II		II	I				I	+	I			
C. chordorrhiza	I	III	II		I									+			II	I	I			
Epilobium palustre	IV	III	V	I					II		IV	II	I		II		+	r	II			
Salix rosmarinifolia	III	III	+					V						II								
Pedicularis palustris	r	I	r				III	IV	II					+		+	I	r	+			2
Phragmites australis	II	II	+				V			I		II		I				+				
Eriophorum gracile	+	I	r		II												I	r	+			3
Thyselium palustre	+	+	r	I			V	V		I		II										
Stellaria palustris	I	r		+			III	I		I												

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Россия			Центральная Европа									Северная Европа							Россия Урал		
	Синтаксоны																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Naumburgia thyrsiflora	I	I	I							I		I										
Cicuta virosa	I	II	r																			
Calamagrostis neglecta	II	I	+							IV		V		I					II			
Scutellaria galericulata	r		r	II			I	I		I		II										
Viola epipsila	I	+	I											II		I	+	I				
Meesia triquetra				+	I	I			I	I		I		+			r		+			
Cinclidium stygium		+								V			I	+		+	+	II	+			
Scorpidium scorpioides										V				+			+	I				
Sphagnum subsecundum						I				IV		II					I	+				
Drosera anglica			r							V		III					+	r	+			
Lythrum salicaria							V	III			III											
Salix myrsinifolia	+	I	+										I			IV	II	II				
S. lapponum		+											III	+		I		II	II			
Pleurozium schreberi	I														IV	II	I	r				
Deschampsia cespitosa	I		I										I	I	V			+				
Thelypteris palustris	I	+	I				I															
Marchantia polymorpha	II	r	I	II																		
Calliergon giganteum	+	II	I	+		II				V								r	I			
Salix aurita	+	+		II		II			III						II							
Carex cespitosa	I	I	I													+		I	I			
Salix pentandra подрост	+	III																				
Eriophorum vaginatum													II	+		+	I	r			2	2
Trisetum sibiricum		I	r																	3	2	
Dianthus superbus																				2		2

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: D — диагностические виды. В синоптической части таблиц римскими цифрами даны классы постоянства видов, %: r — <5, + — 5—10, I — >10—20, II — >20—40, III — >40—60, IV — >60—80, V — >80. Арабскими цифрами — баллы среднего проективного покрытия, %: + — <1, 1 — >1—5, 2 — >5—15, 3 — >15—25, 4 — >25—50, 5 — >50. Синтаксоны: 1 — Bistorto—Caricetum appropinquatae; 2 — Bistorto—Caricetum diandrae; 3 — Carici rostratae—Poetum pratensis (1—3 приведены из данной работы); 4 — Caricetum diandrae Jonas 1932; 5 — Agrosti caninae—Caricetum diandrae Paul et Lutz 1941 typicum; 6 — Agrosti caninae—Caricetum diandrae Paul et Lutz 1941 — sphagnetosum; (4—6 дано по Rybniček 1974); 7 — Caricetum diandrae Klika et Smarda 1944; 8 — Caricetum paradoxae Klika 1945 (7—8 дано по Vicherek, 1958); 9 — Sphagno—Caricetum appropinquatae (Rybniček 1974); 10 — Caricetum diandrae Jones 1932 palludellaetosum (J. Jasnowska, M. Jasnowski, 1983); 11 — Caricetum appropinquatae (Koch 1925) Soó 1938 (K. Dierssen, 1984); 12 — Caricetum diandrae Jonas 1932 scorpidietosum (J. Jasnowska, M. Jasnowski, 1983); 13 — Aulacomnieto—Sphagnetum warnstorfii (Dahl, 1956); 14 — Drepanocladus revolvens—Braunmoore (J. Lounamaa 1961); 15 — eutrophic spring fens (H. Heikkilä 1987); 16, 17 — Sphagnum warnstorfii—Braunmoore; 18 — Campylium stellatum—Braunmoore; 19 — Paludella squarrosa—Braunmoore (16—19 дано по Ruuhijarvi 1960); 20 — Warnstorfii—Sphagnetum diandro caricosum; 21 — Warnstorfii—Sphagnetum paradoxo-caricosum; 22 — Warnstorfii—Sphagnetum dioco-caricosum (10—22 дано по Корчагин 1940). Синтаксоны 20—22 представлены 1 описанием, обилие видов в котором дано в баллах по шкале Друде: 1 — единично (sol); 2 — редко (sp); 3 — изредка (cop1); 4 — разбросано (cop2); 5 — рассеянно (cop3); 6 — обильно (soc). С низкой константностью и в составе небольшого числа синтаксонов встречены: *Scheuchzeria palustris* 2 (I),[1] 10 (II), 12 (I); *Salix cinerea* 1 (r), 2 (+), 3 (r); *S. phylicifolia* 2 (r), 12 (II), 15 (I), 17 (r), 18 (r); *Lycopus europaeus* 4 (III); *Triglochin palustre* 3 (r), 5 (I), 10 (II), 12 (II), 18 (r); *Utricularia intermedia* 3 (I), 18 (r); *Sphagnum squarrosum* 1 (+), 2 (I), 19 (II); *Ranunculus lingua* 2 (r); *Carex acuta* 4 (+), 8 (II); *Juncus filiformis* 4 (+); *Juncus alpino-articulatus* 10 (+), 14 (+), 18 (r); *Vicia cracca* 1 (r), 11 (I), 14 (I), 15 (II); *Ranunculus acris* 1 (r), 13 (I),14 (r), 15 (II); *Galium boreale* 14 (I); *Alnus glutinosa* 1 (III); *A. glutinosa* (подрост) 1 (II), 3 (r); *A. incana* (подрост) 1 (II), 14 (+); *Salix pentandra* 2 (I), 3 (II), 7 (I); *Betula humilis* 1 (+), 3 (I), 3 (I); *Geranium palustre* 1 (r); *Frangula alnus* 9 (I); *Calla palustris* 1 (I); *Calliergon cordifolium* 1 (r); *Cratoneuron filicinum* 1 (+), 2 (I), 3 (I), 11 (I); *Calamagrostis canescens* 1 (I), 3 (r), 8 (I), 11 (I), 16 (+), *Carex vesicaria* 1 (r), 7 (I), 8 (II), *Veronica longifolia* 1 (r); *Sarmentypnum sarmentosum* 16 (r), 17 (t); *Listera ovata* 1 (II), 2 (I); *Dactylorhiza traunsteineri* 1 (I); *Poa palustris* 3 (r); *Marchantia aquatica* 2 (r), 3 (I); *Utricularia vulgaris* 5 (II); *Philonotis fontana* 3 (r), 5 (II), 13 (I), 15 (II); *Gymnadenia conopsea* 3 (r), 3 (II), 14 (+), 16 (II), 18 (I); *Plagiomnium medium* 15 (III); *Drepanocladus sendtneri* 15 (r); *Pinguicula alpina* 17 (r); *Carex buxbaumii* 7 (I); *Dactylorhiza majalis* 4 (+), 8 (II); *Fissidens adianthoides* 8 (II), 14 (I), 18 (II); *Cirsium oleracium* 7 (II), 8 (I); *Luzula campestris* 8 (I); *Betula pendula* 9 (I); *Polytrichum strictum* 4 (II), 5 (II), 6 (II), 9 (III), 13 (I), 16 (+), 17 (+); *Pellia endivifolia* 11 (I); *Riccardia pinguis* 4 (+), 11 (I), 15 (II), 18 (I); *Plagiomnium rugicum* 11 (I); *Scirpus sylvaticus* 11 (I); *Mentha aquatica* 11 (I); *Carex davalliana* 11 (II); *Trifolium repens* 4 (+); *Sedum villosum* 4 (+); *Juncus effusus* 4 (IV), 5 (II), 7 (I); *Eleocharis palustris* 4 (+), 7 (III), 10 (I); *Veronica scutellata* 5 (II), 6 (II); *Plagiomnium affine* 4 (+), *Sphagnum rubellum* 7 (I), *S. fallax* 7 (I), 12 (II); *Mnium seligeri* 12 (I); *Typha latifolia* 10 (III), *Hippuris vulgaris* 10 (I); *Leontodon autumnalis* 4 (+); *Warnstorfia exannulata* 4 (+), 5 (I), 6 (III), 14 (+), 17 (I), 18 (r), 19 (II); *Utricularia minor* 10 (IV); *Schoenus ferrugineus* 18 (+); *Poa alpina* 13 (II); *Coeloglossum viride* 13 (II); *Drepanocladus uncinatus* 13 (II); *Cetraria islandia* 13 (II); *Convallaria majalis* 14 (I); *Thalictrum flavum* 14 (I); *Salix arbuscula* 13 (I); *Chamaenerion angustifolium* 14 (I); *Drepanocladus badius* 16 (r), 17 (r), 18 (+), 19 (+); *Calliergon trifarium* 14 (+), 18 (r); *Euphrasia frigida* 13 (I), 16 (I), 18 (r); *Carex pauciflora* 16 (+), 17 (I), 19 (+); *Sphagnum capillifolium* 16 (+), 18 (r); *S. fuscum* 16 (I), 18 (r); *S. magellanicum* 17 (I); *S. papillosum* 3 (II), 17 (+), 18 (r); *S. riparium* 19 (I); *S. subfulvum* 16 (II), 17 (II); *Salix myrtilloides* 15 (II), 16 (r), 17 (r), 18 (+); *Oxycoccus microcarpus* 16 (II), 17 (+), 18 (r), 19 (+); *Carex adelostoma* 18 (+); *C. capitata* 16 (+), 18 (+); *C. livida* 14 (II), 18 (r); *C. aquatilis* 19 (II); *C. heleonastes* 14 (I), 18 (r); *C. loliacea* 18 (r); *C. paupercula* 17 (II), 18 (r), 19 (III); *C. rotundata* 16 (+), 18 (r); *C. rariflora* 18 (r); 19 (II); *C. bigelowii* 13 (III), 18 (r); *Ledum palustre* 15 (II), 16 (I); *Dicranum scoparium* 13 (II), 16 (I), 17 (r); *Equisetum sylvaticum* 18 (r), 19 (+); *Hierochloë odorata* 18 (r); *Melica nutans* 15 (III), 16 (I), 18 (r); *Oncophoren virens* 13 (I), 18 (r); *Phalaris arundinacea* 18 (r); *Paris quadrifolia* 14 (+), 15 (V), 18 (r); *Empetrum nigrum* 15 (II), 16 (+), 17 (+), 18 (r); *Juncus triglumis* 18 (r); *Cratoneuron falcatum* 16 (r); *Pedicularis sceptrum-carolinum* 14 (+), 16 (+), 17 (+), 19 (+); *Peltigera polydactylon* 19 (+); *Juncus stygius* 18 (r); *Calamagrostis epigeios* 16 (I), 18 (r); *Avenella flexuosa* 13 (I), 16 (+); *Hieracium sylvaticum* 16 (+); *Archangelica officinalis* 16 (+); *Dicranum bergii* 16 (+); *Moneses uniflora* 15 (II), 16 (+); *Trientalis europaea* 14 (I), 15 (II), 16 (+), 18 (r); *Betula tortuosa* 18 (r); *Empetrum hermaphroditum* 13 (II), 16 (I), 17 (r), 18 (r); *Antennaria dioica* 14 (+), 18 (r); *Rubus arcticus* 15 (III), 16 (I), 18 (r); *Helodium lanatum* 17 (r), 19 (II); *Pseudobryum punctatum* 15 (IV), 16 (I), 17 (I), 19 (II); *Linnaea borealis* 18 (r), *Rosa majalis* 18 (r); *Rubus chamaemorus* 13 (II), 16 (+), 17 (+); *Dicranum angustum* 16 (II), 17 (I); *D. bonjeanum* 16 (II), 17 (II); *Calamagrostis lapponica* 17 (r), 19 (+); *C. purpurea* 16 (I), 17 (r); *Vaccinium vitis-idaea* 13 (I), 15 (V), 16 (I); *V. myrtillus* 15 (IV); *Equisetum pratense* 16 (II); *Pyrola minor* 13 (I), 15 (III), 16 (I), 17 (+), 20 (I); *Ligularia sibirica* 14 (+); *Majanthemum bifolia* 15 (IV); *Pseudobrium cinclidioides* 15 (II), 15 *Oxalis acetosella* (III), 15 *Orthylia secunda* (III).

---

[1] Арабская цифра после латинского названия означает номер синтаксона, римская цифра в скобках — балл среднего проективного покрытия.

тории Польши J. Jasnowska и M. Jasnowski (1983) под названием Caricetum diandrae palludellaetosum и scorpidietosum или Германии (Шварцвальд) K. Dierssen, B. Dierssen (1984) — Caricetum appropinquatae (Koch 1925) Soó 1938, хотя эти исследователи и относят их к союзу Caricion lasiocarpae (табл. 1, синтаксоны 10—12). Описанная этими авторами растительность действительно должна рассматриваться в рамках отдельного синтаксона ранга союза, но отличного от того, что выделен на болотах Скандинавии.

Продромус растительности союза Bistorto—Caricion diandrae

Порядок Tomentypno—Sphagnetalia warnstorfii Dahl 1956 et Rybniček 1974
Союз Bistorto—Caricion diandrae all. nov.

1. **Асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae** Корчагин 1940. **Субасс. plagiomnietosum elliptici subass. prov. nov.**; вариант **typicum**; вариант **Thelypteris palustris**; **субасс. sphagnetosum warnstorfii subass. prov. nov.**
2. **Асс. Bistorto—Caricetum diandrae** Корчагин 1940. **Субасс. sphagnetosum warnstorfii subass. prov. nov.**; вариант **typicum**; вариант **Aulacomnium palustre**; **субасс. tomentypnietosum nitentis subass. prov. nov.**
3. **Асс. Carici (rostratae)—Poetum pratensis ass. nov. Субасс. aulacomnio-tomentypnietosum nitentis subass. prov. nov.**; вариант **typicum**; вариант **Carex chordorrhiza**; **субасс. plagiomnietosum elliptici subass. prov. nov.**

Порядок TOMENTYPNO—SPHAGNETALIA WARNSTORFII Dahl 1956 et Rybniček 1974

Диагностические виды: *Sphagnum warnstorfii*, *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Angelica sylvestris*, *Carex dioica*; *Galium uliginosum*. Порядок объединяет сообщества евтрофной растительности болот (extremely rich fen) Северной и Восточной Европы и ряда горных областей Центральной Европы. Имеет четкие флористические отличия от растительности союза (порядка) Caricion davallianae Klika 1934 (Caricetalia davallianae). В составе сообществ отсутствуют его диагностические виды: *Primula farinosa*, *Tofieldia calyculata*, *Succiza pratensis*, *Carex davalliana*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *Eleocharis quinqueflora*, *Juncus alpino-articulatus*, *Sesleria caerulea*, *Pinguicula vulgaris* (последний изредка встречается в сообществах скандинавского союза). Его диагностические виды не встречаются в составе сообществ Caricion davallianae. Впервые выделен в ранге союза E. Dahl (1956) и дополнен K. Rybniček (1974). По нашему мнению, этот синтаксон следует возвести в ранг порядка. Он включает достаточно разнообразную растительность, имеющую широкий ареал и относящуюся, по крайней мере, к 3 союзам: союз, объединяющий растительность евтрофных горных болот Центральной Европы (Caricion paradoxae Vicherek 1958?), в составе которой имеется достаточно много видов, общих с Caricion davallianae: *Carex panicea*, *C. flava*, *Eriophorum latifolium*, *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*, *Campylium stellatum* (константных и в сообществах скандинавского союза), *Briza media*, *Holcus lanatus*, *Juncus articulatus*, *Luzula multiflora* (табл. 1); союз, объединяющий растительность евтрофных болот скандинавских стран, имеющий многочисленную группу диагностических видов (табл. 1). К третьему союзу, о котором пойдет речь в данной статье, относится растительность болот богатого минерального питания Европейской России.

Союз **Bistorto—Caricion diandrae** all. nov.

Диагностические виды: *Bistorta major*, *Poa pratensis*, *Plagiomnium ellipticum*, *Helodium blandowii*, *Stellaria alsine*, *S. crassifolia*, *Saxifraga hirculus*, *Luzula pilosa*. Общими с растительностью союза горных евтрофных болот Центральной Европы, дифференцирующими их от растительности скандинавского союза и Caricion davallianae, являются: *Carex appropinquata*, *C. diandra*, *Rumex acetosa*, *Caltha palustris*, *Calliergonella cuspidata*. В отличие от 2 других предполагаемых союзов порядка в составе Bistorto—Caricion diandrae полностью отсутствуют диагностические виды Caricion davallianae, даже *Eriophorum latifolium*, достаточно часто встречающаяся в сообществах лесных ключевых болот востока Ленинградской обл. Другим характерным признаком данного союза, дифференцирующим его от горного центральноевропейского и Caricion davallianae, но сближающим с союзом скандинавским, является постоянное присутствие в составе сообществ, и часто с высокими показателями обилия, ряда видов, фитоценотический оптимум которых находится в сообществах, относимых к классам Oxycocco—Sphagnetea и Vaccinio—Piceetea. От растительности союза Caricion lasiocarpae порядка Scheuchzerietalia palustris дифференцируется диагностической группой видов порядка и союза и отсутствием или низкими показателями константности видов, диагностических для Scheuchzerietalia palustris: *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Thyselium palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Stellaria palustris*, *Scutellaria galericulata*. При этом виды широкой экологической амплитуды, диагностические для класса Scheuchzerio—Caricetea nigrae в целом, такие как *Menyanthes trifoliata*, *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, имеют в сообществах рассматриваемого союза (и порядка) высокие значения постоянства и обилия. К союзу Bistorto—Caricion diandrae относится растительность ключевых болот большей части территории таежной зоны Европейской России. Он представлен 3 ассоциациями. Номенклатурный тип союза — асс. Bistorto—Caricetum diandrae Корчагин 1940.

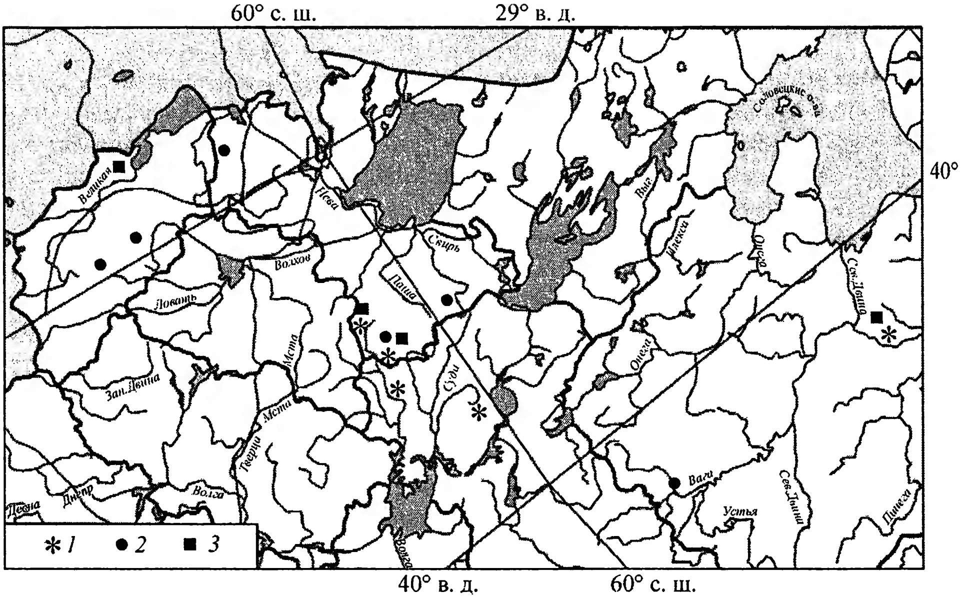
Асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae Корчагин 1940

Номенклатурный тип — Warnstorfii—Sphagnetum paradoxo-caricosum Корчагин 1940. Типовое описание воспроизведено нами из: Корчагин (1940 : 302) (табл. 1, синтаксон 21).

Синонимика: в известной нам литературе синонимов не имеет.

Диагностические признаки. Диагностические виды: *Carex appropinquata*, *Caltha palustris* и диагностические виды союза. От сообществ асс. Caricetum appropinquatae (Koch 1926) Soó 1938 отличается группой видов, диагностических для союза, и низкими показателями константности и покрытия видов, диагностических для классов Phragmiti—Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941 и Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 1943. От асс. Bistorto—Caricetum diandrae отличается видом-доминантом травяного яруса, кроме того, ее отличают большее обилие и постоянство *Caltha palustris*, *Plagiomnium ellipticum*, и наоборот, меньшее — видов, диагностических для союза Caricion lasiocarpae Vanden Bergh. in Lebr. et al. 1949 и класса Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943.

Морфология. Ассоциация характеризуется наличием состоящего из 2 подъярусов травяного яруса и, как правило, сомкнутого мохового. Верхний подъярус образуют: *Carex appropinquata*, *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Bistorta major*. Нижний состоит из *Menyanthes trifoliata* и *Caltha palustris*, реже в его сложении участвуют *Comarum palustre* и *Thelypteris palustris*. Иногда бывает представлен и



Местонахождения сообществ союза Bistorto—Caricion diandrae в европейской части России. Местонахождения сообществ: *1* — асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae; *2* — асс. Bistorto—Caricetum diandrae; *3* — асс. Carici (rostratae)—Poetum pratensis.

третий подъярус — высокотравья, состоящий исключительно из *Phragmites australis*. Кустарниковый ярус для сообществ ассоциации не свойствен, изредка его образует *Salix rosmarinifolia*. Ассоциация, как правило, динамически тесно связана с растительностью евтрофных лесных болот, и ее сообщества представляют собой стадию одного с ними пространственно-динамического и временного ряда. В их составе обычно присутствуют деревья и подрост *Betula pubescens,* сомкнутость крон меньше 0.1. Постоянно встречается низкорослая ель причудливой формы роста. Моховой ярус образуют *Sphagnum warnstorfii* и *Plagiomnium ellipticum*, реже — *Hamatocaulis vernicosus*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre* и *Calliergonella cuspidata*.

География. Большая часть описаний ассоциации выполнена в юго-восточной части Ленинградской обл., на ключевых болотах в долинах рек Воложбы, Чагоды, Соминки, Шигалки (ручья Проковского). Кроме того, ассоциация описана на болотах этого типа в Вологодской обл., в долине р. Кабожа (Устюженский р-н) и в котловине Родионовского озера (Белозерский р-н), в Архангельской обл., в долине р. Пинега (у с. Леуново). Имеются ее описания из юго-западной части Ленинградской обл., сделанные в котловине Молосовских озер, а также из Валдайского р-на Новгородской обл. (см. рисунок).

Ассоциация распространена в пределах подзоны южной тайги, для средней тайги не характерна и встречается там редко.

Экология. Сообщества ассоциации приурочены к ключевым висячим и покатым болотам, где покрывают как склоновые участки разного наклона, так и подножия склонов. Фитоценотического оптимума и максимального значения покрытия *Carex appropinquata* достигает на склоновых участках. Ассоциация предпочитает умеренно обводненные болота, достаточно дренированные внутризалежным или поверхностным стоком. Глубина торфяной залежи варьирует в широких преде-

ТАБЛИЦА 2

Асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae ass. nov. prov. на болотах таежной зоны Европейской России

Ассоциация	1			2
Субассоциация	1	2		
Вариант		1	2	
Число описаний	29	5	28	18
D ass. Carex appropinquata	V^{2}	V^{2}	V^{3}	V^{2}
D subass. sphagnetosum warnstorfii				
Sphagnum warnstorfii	V^{5}		I^{1}	I^{1}
S. angustifolium	II^{2}			$+^{+}$
Oxycoccus palustris	III^{1}		r^{+}	I^{+}
Pyrola rotundifolia	III+	I^{+}	$+^{+}$	–
D subass. plagiomnietosum elliptici				
Plagiomnium ellipticum	IV^{2}	IV^{4}	IV^{4}	III^{1}
Hamatocaulis vernicosus	r^{1}	III^{2}	I^{1}	II^{1}
Marchantia polymorpha	I^{+}	III^{1}	II^{1}	I^{1}
Calliergonella cuspidata	I^{1}	II^{2}	III^{2}	$+^{+}$
D var. Thelypteris palustris				
Thelypteris palustris	$+^{1}$	V^{2}	I^{1}	I^{+}
Alnus glutinosa	r^{+}	III^{1}		–
A. glutinosa подрост	r^{+}	II^{+}		$+^{+}$
D Scheuchzerio—Caricetea nigrae				
Menyanthes trifoliata	IV^{3}	IV^{3}	III^{2}	V^{2}
Equisetum fluviatile	IV^{2}	V^{2}	V^{1}	V^{2}
Carex rostrata	IV^{1}	III^{1}	IV^{2}	III^{1}
Epilobium palustre	IV^{+}	III^{+}	IV^{1}	III^{+}
Galium palustre	III^{+}	V^{1}	III^{+}	V^{+}
Comarum palustre	II^{+}	I^{1}	I^{+}	V^{3}
D Sphagno warnstorfii — Tomentypnietalia				
Equisetum palustre	II^{+}	III^{1}	II^{+}	I^{1}
Angelica sylvestris	III^{+}	II^{+}	II^{+}	–
Crepis paludosa	II^{+}	I^{+}	I^{+}	–
Epipactis palustris	IV^{1}	I^{+}	II^{1}	–
Tomentypnum nitens	II^{1}	I^{1}	II^{1}	–
Carex dioica	II^{+}		I^{+}	–
Dactylorhiza incarnata	II^{+}		I^{+}	$+^{+}$
D Bistorto—Caricion diandrae				
Rumex acetosa	V^{1}	IV^{1}	V^{1}	$+^{+}$
Poa pratensis	V^{1}	II^{+}	IV^{1}	$+^{+}$
Galium uliginosum	V^{1}	I^{+}	V^{1}	I^{+}
Bistorta major	V^{2}		V^{1}	–
Aulacomnium palustre	II^{1}		III^{1}	$+^{+}$
Helodium blandowii	II^{1}		II^{1}	$+^{1}$
Saxifraga hirculus	I^{+}		I^{+}	–
Luzula pilosa	III^{+}		I^{+}	–
Paludella squarrosa	I^{1}		I^{1}	–
D Caricion lasiocarpae				
Eriophorum polystachion	r^{+}	III^{+}	I^{+}	III^{1}
Carex chordorrhiza	$+^{+}$	I^{+}	I^{+}	I^{+}
C. limosa	I^{+}		r^{+}	I^{+}
C. lasiocarpa	II^{1}			II^{1}
Прочие виды				
Betula pubescens	IV^{1}	IV^{1}	III^{1}	II^{+}
B. pubescens подрост	III^{1}	I^{+}	II^{1}	II^{1}
Picea abies	III^{1}	I^{+}	I^{+}	–
P. abies подрост	III^{1}	III^{+}	II^{+}	I^{+}
Pinus sylvestris	II^{+}	II^{+}	$+^{+}$	–
P. sylvestris подрост	II^{+}	I^{+}	I^{+}	$+^{+}$
Salix pentandra подрост	r^{+}	I^{+}	I^{+}	II^{+}
S. rosmarinifolia	III^{+}		III^{1}	II^{1}
Phragmites australis	II^{2}	IV^{2}	II^{1}	I^{+}
Caltha palustris	IV^{1}	IV^{1}	V^{2}	II^{+}
Filipendula ulmaria	I^{+}	II^{1}	II^{+}	II^{+}
Carex diandra	II^{1}		II^{+}	r^{+}

Примечание. Ассоциации: 1 — Bistorto—Caricetum appropinquatae, 2 — Caricetum appropinquatae (субасс. typicum). Субассоциации: 1 — phagnetosum warnstorfii, 2 — plagiomnietosum elliptici. Варианты: 1 — Thelypteris palustris, 2 — typicum.

лах, но обычно она составляет 1.5—2.5 м. Значения pH воды находятся в диапазоне 6.8—8.2.

Синсистематика. Ассоциация подразделена на 2 субассоциации: sphagnetosum warnstorfii subass. prov. nov. (табл. 2, субасс. 1) и plagiomnietosum elliptici subass. prov. nov. (табл. 2, субасс. 2). Первая дифференцируется доминированием в моховом ярусе *Sphagnum warnstorfii*, бóльшим постоянством видов, характерных для Oxycocco—Sphagnetea и Piceo—Vaccinietea. Типовое описание 181 от 02.08.2001: *Carex appropinquata* 20; *Plagiomnium ellipticum* 10; *Sphagnum warnstorfii* 80; *Menyanthes trifoliata* 15; *Equisetum fluviatile* 12; *Epilobium palustre* 1; *Galium palustre* 1; *Angelica sylvestris* 1; *Crepis paludosa* 1; *Epipactis palustris* +; *Carex dioica* +; *Dactylorhiza incarnata* +; *Rumex acetosa* 3; *Poa pratensis* 1; *Galium uliginosum* 2; *Bistorta major* 5; *Aulacomnium palustre* 2; *Betula pubescens* 3; *Picea abies* 5; *Phragmites australis* 25; *Carex cespitosa* 2; *Lysimachia vulgaris* 1; *Comarum palustre* +; *Alnus incana* подрост 3; *Viola epipsila* 3; *Pleurozium schreberi* 1 (цифры означают проективное покрытие в %).

Сообщества второй характеризуются доминированием бриевых (и отчасти печеночных) мхов. Типовое описание 77 от 25.08.1999: *Carex appropinquata* 30; *Plagiomnium ellipticum* 30; *Equisetum fluviatile* 8; *Epilobium palustre* +; *Salix rosmarinifolia* 3; *Epipactis palustris* +; *Tomentypnum nitens* 5; *Rumex acetosa* 1; *Poa pratensis* 5; *Galium uliginosum* 3; *Bistorta major* 5; *Aulacomnium palustre* 15; *Helodium blandowii* 20; *Saxifraga hirculus* 1; *Carex chordorrhiza* 5; *Betula pubescens* подрост 10; *Picea abies* подрост +; *Pinus sylvestris* подрост +; *Caltha palustris* 8; *Naumburgia thyrsiflora* +; *Carex nigra* +; *Parnassia palustris* +. Они занимают более богатые и обводненные местообитания, располагаясь на склоновых участках болот, тогда как сообщества первой субассоциации размещаются на более плоских участках подножия склона. Сообщества ассоциации, описанные в западной части Ленинградской обл., отличаются своеобразием. По флористическому составу они имеют большее сходство с растительностью класса Alnetea glutinosae и составляют с ними пространственно-динамический ряд. Описано лишь 5 сообществ на болотах по берегам Молосовских озер, что не позволяет провести достоверный сравнительный анализ с описаниями из восточных районов. Эти описания отнесены к отдельному варианту Thelypteris palustris в составе субасс. plagiomnietosum elliptici (табл. 2; 2.1). В составе обеих субассоциаций можно бы выделить варианты по наличию в сообществах сомкнутого яруса из *Phragmites australis*. Такие сообщества располагаются на участках болота, имеющих небольшой, но заметный уклон поверхности. Например, на нижних частях склоновых болот или на контакте минеральный склон—болото, болот подножия склонов.

Положение в горизонтальной структуре растительности. Сообщества ассоциации часто полностью занимают поверхность небольших ключевых болот, склоновых и подножия склонов, и граничат с лесной или луговой растительностью. Типичным пространственным рядом растительности в долине р. Воложбы является следующий: осинник неморально-разнотравный на крутом склоне → узкая полоса таволгово-гравилатового луга → Bistorto—Caricetum appropinquatae → сероольшанник с елью таволгово-дернистоосоковый → река. На ряде болот сообщества ассоциации граничат с сообществами асс. Carici—Poetum pratensis, занимающими участки вокруг выходов ключей и вдоль вытекающих из них ручьев. Часто они граничат с сообществами асс. Carici appropinquatae—Betuletum pubescentis, которые сменяют по мере развития болота. Об этом свидетельствует состав торфяной залежи, сложенной под ними древесным торфом.

Асс. Bistorto—Caricetum diandrae Корчагин 1940

Номенклатурный тип: Warnstorfii—Sphagnetum diandro-caricosum Корчагин 1940. Типовое описание воспроизведено нами из работы Корчагина (1940 : 302) (табл. 1, синтаксон 20).

Синонимика: в известной нам литературе синонимов нет.

Диагностические признаки. Диагностические виды: *Carex diandra* и группа диагностических видов союза. Последние дифференцируют ее от асс. Caricetum diandrae Jonas 1932 и Betulo nanae—Sphagnetum warnstorfii (субасс. caricetosum diandrae). От асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae отличается не только доминантом верхнего травяного яруса, но и большей степенью константности видов диагностической группы союза Caricion lasiocarpae, меньшим постоянством и обилием *Caltha palustris*, *Plagiomnium ellipticum* и значительно меньшим обилием *Equisetum fluviatile*.

Морфология. Сообщества ассоциации характеризуются наличием состоящего из 2 подъярусов травяного и мохового ярусов. Последний чаще состоит и из сфагновых, и из бриевых мхов, среди которых на первый план выходят *Aulacomnium palustre*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Tomentypnum nitens*, а среди сфагновых мхов наряду со *Sphagnum warnstorfii* становится заметным *S. teres*. Часто в роли доминанта оказывается и *S. angustifolium*. Верхний травяной или травяно-кустарничковый подъярус образуют *Carex diandra*, *Bistorta major*, *Betula nana*, нижний — *Menyanthes trifoliata*, иногда совместно с *Comarum palustre*. Наличие деревьев и кустарников для этой ассоциации не характерно.

География. Ассоциация описана в Бежаницком и Порховском районах (по 1 описанию) Псковской обл., в Лужском (1), Бокситогорском (8), Подпорожском (10) районах Ленинградской обл., в Вельском р-не (2) Архангельской обл. и на территории Печоро-Илычского заповедника (9) в Республике Коми (см. рисунок).

Экология. Сообщества ассоциации занимают достаточно крупные площади на низинных болотах богатого грунтового питания. Выходов на поверхность ключей не отмечено, но о характере питающих их вод свидетельствует железистая пленка на поверхности и значение pH 6.2—7.3. Ее сообщества располагаются на участках болота, где происходит выклинивание напорных грунтовых вод. Такие болота находятся в глубоких котловинах с высокими крутыми берегами, как например болото, расположенное к северо-западу от Вожанского оз. (Бокситогорский р-н), или южная часть болотной системы Кукигарь (Подпорожский р-н). Здесь ассоциация занимает почти половину площади массивов. Характерным примером местообитания ассоциации может служить и упоминавшийся участок болота Никандровское (Порховский р-н), примыкающий к высокой минеральной гряде. Ассоциация описана и на болотах глубоко врезанных, проточных логов.

Синсистематика. Ассоциация подразделена на 2 субассоциации: sphagnetosum warnstorfii subass. prov. nov. (табл. 3, 2) и tomentypnietosum nitentis subass. prov. nov. (табл. 3, 1). Типовым описанием субасс. sphagnetosum warnstorfii является № 234 от 05. 08. 2002: *Carex diandra* 30; *Sphagnum warnstorfii* 90; *Salix pentandra* 2; *Melampyrum pratense* +; *Dactylorhiza maculata* +; *Menyanthes trifoliata* 15; *Comarum palustre* 5; *Epilobium palustre* +; *Rumex acetosa* 2; *Poa pratensis* 2; *Bistorta major* 12; *Equisetum palustre* 1; *Galium uliginosum* 1; *Carex limosa* +; *Oxycoccus palustris* 5; *Betula nana* 15; *Andromeda polifolia* 1; *Salix rosmarinifolia* 5; *Carex appropinquata* 1; *Picea abies* +; *Pinus sylvestris* 2; *Salix myrsinifolia* 1; *Listera ovata* +. Типовым описанием субасс. tomentypnietosum nitentis является № 73 от 06. 07. 2002: *Carex diandra* 30; *Aulacomnium palustre* 10; *Tomentypnum nitens* 30; *Hamatocaulis vernicosus* 55;

ТАБЛИЦА 3

Асс. Bistorto—Caricetum diandrae ass. nov. prov. на болотах таежной зоны Европейской России

Ассоциация	1			2	3
Субассоциация	1	2			
Вариант		1	2		
Число описаний	11	10	11	57	7
D ass. Carex diandra	V^2	V^2	V^2	V^2	V^2
D subass. tomentypnietosum nitentis					
Tomentypnum nitens	IV^3	II^1		–	–
Hamatocaulis vernicosus	IV^3	I^1	II^1	II^1	–
Paludella squarrosa	II^1	III^1	+$^+$	–	–
Plagiomnium ellipticum	II^1	II^1	I$^+$	I$^+$	–
Bryum pseudotriquetrum	II^2	II^1	+$^+$	II^1	–
Aulacomnium palustre	III^2	V^2	III$^+$	r$^+$	i$^+$
D subass. sphagnetosum warnstorfii					
Sphagnum warnstorfii	III^2	V^4	V^4	+$^+$	V^5
S. squarrosum		I$^+$	II^2	II^1	–
S. angustifolium	+$^+$	I^1	III^4	r^1	III^3
S. teres		II^2	II^2	II^2	I^1
Pinus sylvestris	+$^+$	II$^+$	III^1	–	IV^1
Salix pentandra	I$^+$	II$^+$	V^1	I$^+$	–
Melampyrum pratense		II$^+$	IV$^+$	–	III$^+$
Dactylorhiza maculata		II$^+$	III$^+$	–	III$^+$
D Scheuchzerio—Caricetea nigrae					
Menyanthes trifoliata	V^4	V^3	V^3	V^3	V^3
Comarum palustre	I$^+$	III^1	V^1	V^2	V^1
Carex rostrata	II^1	II^1	V^1	IV^1	I$^+$
Equisetum fluviatile	IV^1	III$^+$	III$^+$	V^1	IV^1
Galium palustre	II$^+$	II$^+$	III$^+$	III$^+$	I$^+$
Epilobium palustre	III$^+$	II$^+$	III$^+$	III$^+$	II$^+$
D Bistorto—Caricion diandrae					
Rumex acetosa	V^1	V^1	V^1	–	II$^+$
Poa pratensis	IV^1	V^1	IV^1	–	I$^+$
Saxifraga hirculus	III$^+$	III$^+$	II$^+$	–	–

Ассоциация	1			2	3
Субассоциация	1	2			
Вариант		1	2		
Число описаний	11	10	11	57	7
Bistorta major	II$^+$	IV^2	III^1	–	III$^+$
Galium uliginosum	III^1	IV^1	IV$^+$	I$^+$	–
D Sphagno warnstorfii — Tomentypnietalia					
Angelica sylvestris	+$^+$	II^1	I$^+$	–	–
Carex dioca	III^1	I$^+$	III^1	–	III$^+$
Dactylorhiza incarnata	III$^+$	I$^+$	III$^+$	I$^+$	I$^+$
Epipactis palustris	III$^+$	+$^+$	II$^+$	–	–
Equisetum palustre	+$^+$	II^1	III^1	+$^+$	II$^+$
Crepis paludosa	+$^+$	II$^+$	I$^+$	–	–
D Caricion lasiocarpae					
Carex chordorrhiza	II^1	III^1	III^1	III^{11}	III$^+$
Carex limosa	II^1	II^1	IV$^+$	IV^2	II$^+$
Carex lasiocarpa		II^1	+$^+$	II^1	I$^+$
Eriophorum polystachion	I$^+$	I$^+$	II$^+$	III$^+$	V$^+$
D Oxycocco—Sphagnetea					
Oxycoccus palustris	III^1	IV^1	V^2	II^1	V^2
Betula nana	II$^+$	IV^2	III^1	II$^+$	V^2
Andromeda polifolia	II$^+$	III$^+$	III^1	I$^+$	V^1
Drosera rotundifolia	II$^+$	I$^+$	III$^+$	I$^+$	V$^+$
Chamaedaphme calyculata			I$^+$	+$^+$	IV^1
Прочие виды					
Betula pubescens	II$^+$	III^1	IV^1	II^1	I$^+$
Salix rosmarinifolia	II$^+$	III^1	IV$^+$	II^1	III$^+$
Cardamine pratensis	III$^+$	I$^+$	II$^+$	r$^+$	–
Caltha palustris	II^1	III$^+$	I$^+$	II$^+$	–
Carex appropinquata	+$^+$	II^1	II$^+$	r$^+$	–
Phragmites australis	I$^+$	I$^+$	I$^+$	+$^+$	–
Picea abies	I$^+$	II$^+$	III$^+$	r$^+$	III$^+$
Pinus sylvestris	I$^+$	I$^+$	III^1	–	I$^+$

Примечание. Ассоциации: 1 — Bistorto—Caricetum diandrae, 2 — Caricetum diandrae (субасс. typicum). Субассоциации: 1 — tomontypnietosum nitentis, 2 — sphagnetosum warnstorfii. Варианты: 1 — Aulacomnium palustris, 2 — typicum, 3 — Betulo nanae—Sphagnetum warnstorfii caricetosum diandrae.

Menyanthes trifoliata 50; *Equisetum fluviatile* +; *Galium palustre* +; *Epilobium palustre* +; *Rumex acetosa* 1; *Poa pratensis* 5; *Carex dioica* 2; *Dactylorhiza incarnata* +; *Galium uliginosum* +; *Oxycoccus palustris* 1; *Cicuta virosa* +; *Cardamine pratensis* 1; *Cardamine dentata* +. Первая субассоциация включает 2 варианта: typicum (табл. 3, 2.2) и Aulacomnium palustre (табл. 3, 2.1). К варианту Aulacomnium palustre относятся сообщества, имеющие переходные черты между субассоциациями, моховой ярус которых в равных долях формируют сфагновые и бриевые мхи. Различаются субассоциации по доминантам мохового яруса, в сообществах первой доминируют сфагновые мхи, второй — бриевые. Первая субассоциация диагностируется большей константностью и покрытием видов, фитоценотический оптимум которых находится в сообществах класса Oxycocco—Sphagnetea. Ее сообщества приурочены к мезоевтрофным местообитаниям, где значение pH воды находится в пределах 6.1—6.3, тогда как под сообществами второй субассоциации оно варьирует от 7.0 до 7.3. Сравнение состава ассоциации по регионам показало, что в направлении с юго-запада на северо-восток из состава ассоциации исчезают диагностические виды классов Alnetea glutinosae, Molinio—Arrhenatheretea, союза Caricion nigrae. Увеличивается число видов, диагностических для союза Bistorto—Caricion diandrae (на востоке Ленинградской обл. появляется *Bistorta major*), *Sphagnum squarrosum* замещается *S. teres*, появляется и становится заметной *Betula nana*.

Положение в горизонтальной структуре растительности. Ассоциация встречается на болотах богатого грунтового напорного питания, сильно варьирующих по размерам (ключевые топи, выходы ключевых вод на крупных низинных болотах). Как правило, она занимает их центральную, более обводненную часть. По периферии она окружена растительностью ассоциаций Pino sylvestris—Sphagnetum warnstorfii Smagin 1999 и Betulo pubescentis—Sphagnetum warnstorfii Smagin 1988. На крупных низинных болотах, например Кукигарь (Подпорожский р-н), можно наблюдать соседство сообществ 2 ассоциаций — Bistorto—Caricetum diandrae и Caricetum diandrae, последние сменяют растительность склона ключевой части болота на приозерной топи.

Асс. Carici (rostratae)—Poetum pratensis ass. nov. (табл. 4)

Синонимика: в известной нам литературе синонимов нет.

Диагностические признаки. Диагностическими видами ассоциации являются: *Poa pratensis*, *Rumex acetosa*, *Carex rostrata*, *Saxifraga hirculus*, *Epilobium palustre*. Характерным признаком ассоциации является доминирование вышеперечисленных видов (как минимум 3 первых) и более бедный видовой состав по сравнению с другими ассоциациями союза или союза Caricion davallianae, с сообществами которых она граничит, отсутствие видов, характерных для класса Oxycocco—Sphagnetea.

Морфология. Сообщества имеют двухъярусную структуру. Верхний травяной подъярус образуют *Poa pratensis*, *Rumex acetosa*, *Carex rostrata*, иногда к ним присоединяются *Equisetum palustre* и *E. fluviatile*. Подъярус болотного разнотравья выражен не во всех сообществах, а там, где имеется, его образуют *Menyanthes trifoliata* и *Caltha palustris*. Моховой ярус формируют: *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Paludella squarrosa*, *Hamatocaulus vernicosus*, *Plagiomnium ellipticum*. *Sphagnum warnstorfii* отмечен лишь в виде примеси. Суммарное покрытие мхов всегда превышает 50 %, покрытие же травяных ярусов варьирует от 15 до 70 %. Для ассоциации характерно отсутствие кустарников, подроста и тем более взрослых деревьев.

ТАБЛИЦА 4

Carici (rostratae)—Poetum pratensis на болотах таежной зоны Европейской России

Субассоциация	1		2
Вариант	1	2	
Число описаний	8	10	12
D ass.			
Poa pratensis	V^{2}	V^{2}	V^{3}
Rumex acetosa	V^{2}	V^{2}	V^{3}
Carex rostrata	V^{2}	IV^{2}	IV^{2}
Epilobium palustre	V^{+}	IV^{+}	V^{2}
D subass. aulacomnio-tomentypnietosum nitentis			
Saxifraga hirculus	V^{+}	IV^{1}	I^{+}
Tomentypnum nitens	III^{2}	IV^{3}	+$^{+}$
Aulacomnium palustre	V^{4}	III^{2}	
Hamatocaulis vernicosus	III^{4}	II^{2}	+$^{+}$
Paludella squarrosa		III^{2}	
Stellaria crassifolia	I^{+}	III^{1}	
D var. Carex chordorrhiza			
Carex chodorrhiza	IV^{2}		
C. limosa	IV^{1}	I^{+}	
C. lasiocarpa	II^{1}		
D subass. plagiomnietosum elliptici			
Plagiomnium ellipticum	I^{1}		V^{4}
Caltha palustris	I^{+}	III^{1}	V^{2}
Marchantia polymorpha		I^{+}	III^{2}
Helodium blandowii			II^{1}
Angelica sylvestris			III^{+}
Myosotis palustris			II^{1}
Picea abies подрост			II^{+}
Stellaria alsine			II^{1}
D Scheuchzerio—Caricetea nigrae			
Menyanthes trifoliata	IV^{2}	III^{2}	II^{1}
Equisetum fluviatile	III^{+}	II^{+}	V^{2}
Galium palustre	III^{+}	II^{+}	IV^{1}
D Bistorto—Caricion diandrae			
Bistorta major		II^{1}	IV^{1}
Galium uliginosum	V^{1}	II^{+}	III^{1}
D Sphagno warnstorfii—Tomentypnietalia			
Sphagnum warnstorfii	III^{2}	III^{2}	II^{2}
Carex dioica	I^{+}	II^{+}	+$^{+}$
Equisetum palustre		II^{1}	III^{1}
Epipactis palustris	IV^{1}		II^{1}
Прочие виды			
Carex appropinquata	IV^{1}	II^{+}	III^{1}
Eriophorum polystachion	II^{+}	II^{1}	
Calliergonella cuspidata	II^{1}	I^{1}	II^{1}
Cardamine pratensis		III^{+}	II^{1}
Cratoneuron filicinum		II^{2}	I^{1}
Bryum pseudotriquetrum		II^{1}	I^{1}

Примечание. Субассоциации: 1 — aulacomnio-tomentypnietum nitentis, 2 — plagiomnietosum elliptici. Варианты: 1 — Carex chordorrhiza, 2 — typicum.

География. Ассоциация описана в широком географическом диапазоне от западных районов Псковской обл. (Изборская котловина) до Холмогорского р-на Архангельской обл. (долина р. Пинеги). Бóльшая часть описаний выполнена на юго-востоке Ленинградской обл., на болотах долин рек Воложбы и Чагоды (см. рисунок). Сколько-нибудь заметного географического изменения в составе сообществ ассоциации не выявлено.

Экология. Ассоциация имеет четкую топологическую приуроченность — ее сообщества занимают ключевые бугры, участки болот, расположенные вокруг «ванн» — выходов на поверхность ключевых вод, и окаймляющие, питаемые этими водами ручьи. Эти местообитания постоянно залиты слоем очень холодной воды. Мощность торфяной залежи сильно варьирует, торф перемежается со слоями известковой гиттии, часто являющейся субстратом современной растительности.

Синсистематика. Ассоциация подразделена на 2 субассоциации — Cariceto—Poetum pratensis aulacomnio-tomentypnietosum nitentis subass. nov. (табл. 4) и Cariceto—Poetum pratensis plagiomnietosum elliptici subass. nov. (табл. 4). Типовое описание субасс. aulacomnio-tomentypnietosum nitentis № 90 от 21. 07. 1979: *Poa pratensis* 25; *Rumex acetosa* 20; *Carex rostrata* 5; *Saxifraga hirculus* 5; *Tomentypnum nitens* 50; *Hamatocaulus vernicosus* 45; *Stellaria crassifolia* +; *C. limosa* +; *Galium palustre* +; *Carex appropinquata* 5; *Caltha palustris* 40; *Menyanthes trofoliata* 5; *Bryum pseudotriquetrum* 1. Типовое описание субасс. plagiomnietosum elliptici № 252 от 27. 08. 2001: *Poa pratensis* 25; *Rumex acetosa* 20; *Carex rostrata* 15; *Epilobium palustre* 1; *Plagiomnium ellipticum* 60; *Equisetum fluviatile* 10; *Marchantia polymorpha* 25; *Angelica sylvestris* 1; *Picea abies* подрост 3; *Stellaria crassifolia* 3; *Epipactis palustris* 3; *Galium palustre* 3; *G. uliginosum* 2; *Carex appropinquata* 5; *Bistorta major* 2; *Caltha palustris* 3. Первая субассоциация характеризуется доминированием в моховом ярусе *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Hamatocaulus vernicosus*. Кроме этих видов мхов диагностическими видами субассоциации являются: *Saxifraga hirculus*, *Stellaria crassifolia*. Отличительным признаком второй служит моховой ярус, образованный *Plagiomnium ellipticum*, *Marchantia polymorpha*, *Helodium blandowii*. К числу ее диагностических видов можно отнести *Equisetum fluviatile*, *Angelica sylvestris*, *Myosotis palustris*. Первая субассоциация подразделена на 2 варианта — typicum и Carex chordorrhiza. Последний дифференцируется группой видов диагностических для союза Caricion lasiocarpae: *Carex chordorrhiza*, *C. limosa*, *C. lasiocarpa* и отсутствием ряда видов, диагностических для рассматриваемых ассоциации и союза: *Caltha palustris*, *Equisetum palustre*, *Bistorta major*. Растительность варианта полностью, за исключением участков, прилегающих к осушительным каналам, покрывает поверхность довольно крупного болота с ровной, не имеющей сколько-нибудь заметного уклона поверхностью расположенного на нижней террасе южного берега р. Чагода, западнее д. Усадище. Питание болота осуществляется водами, обильно поступающими из подножия высокого и крутого склона следующей террасы. К нему отнесено 8 описаний, в составе которых насчитывается от 14 до 21 вида. К типичному варианту субасс. aulacomnio-tomentypnietosum nitentis отнесено 10 описаний, в составе которых отмечено от 12 до 29 видов. Его сообщества покрывают поверхность ключевых бугров. Субасс. plagiomnietosum elliptici представлена 12 описаниями, число видов в которых варьирует от 11 до 33. Она характерна для участков ключевых болот, примыкающих к протекающим и зарождающимся на них ручьям, к обильно обводненным участкам склонов, по которым осуществляется сброс ключевых вод. По видовому составу относимые к субассоциации сообщества имеют переходные черты к асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae, подтверждая синтаксономический континуум.

Положение в горизонтальной структуре растительности. В подавляющем большинстве случаев сообщества ассоциации граничат с сообществами асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae. В Изборской котловине вокруг занятых сообществами ассоциации ключевых бугров располагается растительность асс. Primulo—Schoenetum ferruginei Oberd 1957.

Выделенный нами союз Bistorto—Caricion diandrae имеет четкие отличия от остальных синтаксонов этого ранга, объединяющих растительность евтрофных болот по видовому составу и ареалу. От растительности союза Caricion davallianae, с которым на территории Северо-Запада России частично перекрываются границы ареала, его сообщества резко отличаются по видовому составу. В них нет видов, составляющих ядро диагностической группы центральноевропейского союза, а диагностические виды Bistorto—Caricion diandrae не встречаются (вместе и с таким постоянством) в составе какого-либо другого синтаксона. От растительности, описанной на горных болотах Чехословакии, они также отчетливо отличаются, при этом имея общие признаки, дающие основания для отнесения к одному порядку. Кроме группы видов, диагностических для порядка Sphagneto warnstorfii—Tomenthypnietalia, их объединяет группа общих видов (табл. 1): *Carex appropinquata, C. diandra, Rumex acetosa, Caltha palustris, Calliergonella cuspidata*, но отличает, кроме собственной группы диагностических видов, отсутствие многочисленной группы видов, диагностирующих этот синтаксон, а также присутствие видов класса Oxycocco—Sphagnetea. Последний признак, наоборот, сближает с растительностью скандинавского союза, от которого дифференцируется опять же группой своих диагностических видов и отсутствием таковых последнего и встречающихся в его составе ряда видов Caricion davallianae (табл. 1).

По нашему мнению, выделенный Dahl (1956) и Rybníček (1974) союз Sphagneto warnstorfiani—Tomenthypnion следует возвести в ранг порядка Sphagneto warnstorfii—Tomenthypnietalia, включающий союзы: Bistorto—Caricion diandrae, союз, объединяющий растительность евтрофных болот Скандинавии, и союз, объединяющий растительность горных болот Центральной Европы, — Caricion paradoxae Vicherek 1958 (?).

Сравнение описанной нами растительности ключевых болот с ранее исследованной в западной части Ленинградской обл. И. Д. Богдановской-Гиенэф (1927) и Ф. В. Самбуком (1930) показывает большее сходство ее с растительностью болот долины р. Облы. Приводимые Ф. В. Самбуком описания сообществ Carex goodenoughii + Drepanocladus vernicosus + Philonotis fontana, Carex goodenoughii + Eriophorum angustifolium + Drepanocladus vernicosus, Eriophorum latifolium + Carex diandra + Calliergonella cuspidata можно отнести к асс. Bistorto—Caricetum diandrae. Сообщество Polygonum bistorta + Sphagnum warnstorfii соответствует асс. Bistorto—Caricetum appropinquatae. Последнее сообщество описано на болоте, отвечающем признакам типа «ключевая топь» (Steffen, 1922), автор отмечает, что это единственное описание, где был отмечен *Bistorta major*, исключительно редкий вид для болот Лужского р-на. Действительно, он не отмечен ни в одном из имеющихся у нас описаний из Лужского р-на, да и вообще из западной части области. Описания растительности ключевых болот Кингисеппского р-на, выполненные И. Д. Богдановской-Гиенэф (1927), в меньшей степени имеют сходство с нашими, хотя ряд из них можно отнести к асс. Bistorto—Caricetum diandrae. По видовому составу описанные ею сообщества имеют ряд особенностей, сближающих их с растительностью, исследованной J. Vicherek (1958) и K. Rybníček (1974). *Bistorta major* ни в одном из ее описаний не отмечен. На территории Ленинградской обл. болото, являющееся истоком р. Облы (Самбук, 1930), остается крайней западной точкой его нахождения на болотах.

Но несколько иная картина, судя по литературным данным, наблюдается в более южной части Восточной Европы. Там граница области произрастания этого вида на болотах существенно сдвигается на запад. Так, Б. Кизене (1986) для ключевых болот речных долин Литвы называет преобладающей асс. Eriophorum latifolium—Carex lepidocarpa—Sphagnum warnstorfii, в составе которой выделяет вариант Carex hostiana—Polygonum bistorta. Приводимый ею в тексте видовой состав близок к таковому предполагаемого центральноевропейского союза (табл. 1, синтаксоны 4—12), причем виды союза Caricion davallianae представлены в большем числе, чем в описаниях J. Vicherek (1958) и K. Rybníček (1974). Автор отмечает, что *Saxifraga hirculus* и *Stellaria crassifolia* встречаются исключительно редко. Описание ключевых болот Восточной Пруссии дал H. Steffen (1922). Он выделил 8 ассоциаций, из которых 6 включают сообщества травяно-гипновой растительности: Hypneto—Caricetum, Equisetetum palustre, Phragmitetum communis, Menyanthetum trifoliatae, Rumicetum acetosae, Magnocaricetum. По видовому составу описанная им растительность соответствует описаниям J. Vicherek (1958) и K. Rybniček (1974). Большей константностью в описанных им ассоциациях отличается *Carex lepidocarpa* и *C. acutiformis*. Обращает на себя внимание постоянное присутствие в составе всех его ассоциаций отсутствующего на болотах Центральной Европы и западной половины северо-западного региона Европейской России *Bistorta major*. В составе одной из его ассоциаций (Menyanthetum trifoliatae) встречен *Stellaria crassifolia*, в составе двух (Equisetetum palustre, Rumicetum acetosae) — *Saxifraga hirculus*. Сообщества всех выделенных им ассоциаций встречены на ключевых болотах разных типов, исключение составляет лишь асс. Rumicetum acetosae, приуроченная к ключевым буграм, что сближает ее с описанной нами Carici—Poetum pratensis. Однако перечисленный им видовой состав не дает оснований считать их синонимами. Обращает на себя внимание тот факт, что практически во всех сообществах, описанных H. Steffen (1922), И. Д. Богдановской-Гиенэф (1927) и Ф. В. Самбуком (1930), исключительно сильную фитоценотическую роль играет малозаметная *Carex nigra* (*C. goodenoughii*).

Заключение

На Северо-Западе Европейской России проходит важный ботанико-географический рубеж. Растительность союза Caricion davallianae достигает восточной границы своего ареала. Далее, на восток, она сменяется растительностью союза Bistorto—Caricion diandrae. Сообщества этих союзов занимают сходные экотопы, но имеют разный видовой состав.

Ареалы обоих союзов перекрываются в пределах Северо-Запада России, но «буферная зона», где их растительность встречается на близлежащих болотах, не широка.

Союз Bistorto—Caricion diandrae, по нашему мнению, входит в состав порядка Tomentypno—Sphagnetalia warnstorfii, выделенного в 1956 г. E. Dahl в ранге союза для евтрофной растительности умеренно обводненных горных болот Норвегии. Помимо выделенного нами союза, порядок должен включать еще 2 союза, объединяющих растительные сообщества, имеющие четкие флористические отличия от других союзов порядка и от Caricion davallianae. Один из них включает растительность евтрофных болот Скандинавского п-ова, второй — горных болот Центральной Европы и, по-видимому, более бедных по минеральному питанию ключевых болот ряда ее равнинных областей. Ареал последнего полностью перекрывается с ареалом Caricion davallianae. В составе его сообществ имеется ряд общих видов как с растительностью Caricion davallianae, так и Bistorto—Caricion diandrae. Если скандинавский союз и Bistorto—Caricion diandrae являются географически викарирующими с Caricion davallianae, сменяя его растительность на севере и востоке Европы, занимая аналогичные экотопы, то третий союз включает растительность, произрастающую на горных болотах.

Растительность союза Bistorto—Caricion diandrae встречается в пределах таежной зоны Европейской России от территории Ленинградской и Псковской областей до Урала (как минимум), но далеко не повсеместно, будучи приуроченной к таким специфическим экотопам, каковыми являются ключевые болота.

Союз представлен 3 ассоциациями: Bistorto—Caricetum diandrae, Bistorto—Caricetum appropinquatae, Carici (rostratae)—Poetum pratensis. Можно предположить, что наиболее широко распространенной является Bistorto—Caricetum diandrae. Она встречена на всех типах ключевых болот, кроме ключевых бугров, только ее сообщества были отмечены на ключевых топях и участках низинных болот с выходами ключей и, вероятно, имеют далее заходящий на север ареал. Высокий процент описаний, отнесенных к союзу Bistorto—Caricetum appropinquatae, объясняется спецификой той части региона, где проведена большая часть наших исследований. Третья ассоциация включает сообщества, приуроченные к редко встречающимся экотопам, — ключевым буграм и выходам ключевых вод, больших площадей они не занимают, но ареал ассоциации широк и совпадает с ареалом союза.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00265-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богдановская-Гиенэф И. Д. Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губ. // Журн. Рус. бот. общ. 1927. Т. 2. № 3—4. С. 323—346.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 223 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—127.

Кизене Б. П. Ключевые болота речных долинок Литовской ССР // Растительный покров водно-болотных угодий приморской Прибалтики. Таллин, 1986. С. 77—86.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. М., 1940. Т. 2. С. 5—412.

Самбук Ф. В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины реки Облы // Тр. Ботанического музея. Л., 1930. Т. 22. С. 277—310.

Смагин В. А. Травяная и травяно-моховая растительность евтрофных болот таежной зоны Европейской России и ее синтаксономия // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1302—1319.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Cajander A. K. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der nordfinnischen Moore. Fennia. 1903a. Vol. 20. N. 6. 37 S.

Cajander A. K. Beiträge zur Kenntniss der Vegetation der Hochgebirge zwischen Kittilä und Muonio. Fennia. 1903b. Vol. 20. N 9. 37 S.

Dahl E. Mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment // Skr. Norsk. Vid.-Akad. 1956. I. Mat.-Naturv. Kl. 3. 374 p.

Dierssen K., Dierssen B. Vegetation und flora der Schwarzwaldmoore. Karlsruhe, 1984. 512 S.

Hekkilä H. The vegetation and ecology of mesotrophic and eutrophic fens inwestern Finland // Ann. Bot. Fennici. 1987. Vol. 24. P. 155—175.

Jasnowska J., Jasnowski M. Zbiorowiska roslinne zwiazku Caricion lasiocarpae V. d. Bergh. ap. Lebr. 49. torfowisk mszarnych na Pojezierzu Bytowskim // Zesz. Nauk. AR Szczecin, 1983. Rolnictwo 30. S. 49—57.

Lounamaa J. Untersuchungen über die eutrophen Moore des Tulemajärvi-gebietes im südwestlichen Ostkarelien, KASSR // Vanamo, 1961. Os. 32. N 3. 63 S.

Ruuhijarvi R. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Helsinki, 1960. 360 S.

Rybniček K. Die Vegetation der Moore im südlichen Teil der Böhmisch-Mahrischen Hohe. Vegetace ČSSR. Praha, 1974. Vol. 6. 243 S.

Steffen H. Zur weiteren Kenntnis der Quellmoore des Preussischen Landrückens mit hauptsächlicher Berücksichtigung ihrer Vegetation // Bot. Archiv. Königsberg, 1922. Bd. I. Hf. I. S. 261—313.

Steiner G. M. Österreichischer Moorschutzkatalog. Wien, 1992. 509 S.

Warén H. Untersuchungen über Sphagnumreiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands // Acta Soc. Pro fauna et flora Fennica. 1926. Vol. 55. N 8. 133 S.

Vicherek J. Rostlinna spolecenstva raselinnych luk u Vidnavy // Prirodovedecky sbornik Ostravskeho kraje. Acta rerum naturalium districtus Ostraviensis. 1958. T. 19. N 2. S. 185—221.

SUMMARY

This article is devoted to an extremely rich fen vegetation of European Russia. Its communities are arranged in three associations of the new alliance Bistorto-Caricion diandrae. A detailed characteristic of the discussed syntaxa is given. The review of this vegetation type is accompanied by its comparison with those occurring in similar habitats in neighbouring countries.

УДК 581.9(471.13)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 9

© Г. С. Шушпанникова

АНАЛИЗ ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР ПОЙМ БАССЕЙНОВ РЕК ПЕЧОРЫ И ВЫЧЕГДЫ

G. S. SHUSHPANNIKOVA. THE ANALYSIS OF PARCIAL FLORAS OF THE FLOOD PLAINS OF THE PECHORA AND VYCHEGDA RIVER BASINS

Сыктывкарский государственный университет
167001 Сыктывкар, Октябрьский пр., 55
Факс (812) 43-68-20
E-mail: botany@syktsu.ru

Поступила 30.12.2004
Окончательной вариант получен 05.03.2007

Изучен видовой состав 19 парциальных флор пойменных экотопов, расположенных в бассейнах рек Печоры и Вычегды. Зафиксировано 525 видов сосудистых растений, из них 438 аборигенных и 87 заносных. В этих парциальных флорах сосредоточено от 40 до 62 % общего видового состава локальной флоры. Показаны некоторые соотношения таксономической, географической и эколого-ценотической структур. Состав и соотношение растений разных географических групп характеризуют видовой состав луговых сообществ как бореальный евразиатский. Луговая флора пойм бассейнов рек Печоры и Вычегды отличается богатством и разнообразием, при этом носит черты зонального характера.

Ключевые слова: парциальная флора, локальная флора, пойма реки, луговые фитоценозы.

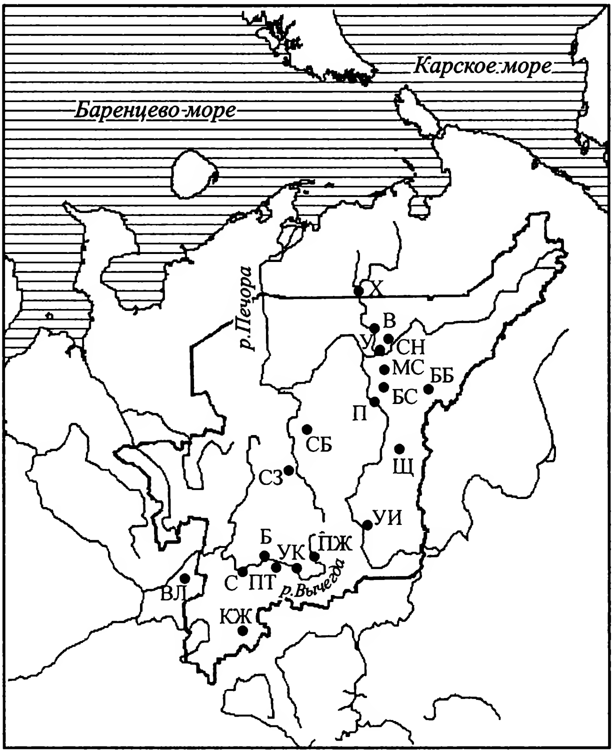
Растительность речных пойм является важным объектом флористических исследований. Луга составляют существенную часть их растительного покрова и играют важную роль в поддержании флористического разнообразия сосудистых растений в таежной зоне северо-востока Европейской России. Первичные луга в этом регионе не занимают больших площадей и приурочены преимущественно к поймам крупных рек. При отсутствии хозяйственного использования луга быстро закустариваются, а впоследствии зарастают лесом. Тем не менее луговые сообщества являются местом обитания около половины (и более) видов флоры таежной зоны (Мартыненко, 1987, 1996; Шушпанникова, 1987). Изучение флористических комплексов пойменных лугов необходимо для решения вопросов сохранения биологического разнообразия растительных сообществ и поддержания высокой продуктивности естественных кормовых угодий.

Общая характеристика луговой растительности Республики Коми дана В. М. Болотовой (1954). Основные луговые сообщества поймы р. Печоры, их видовой состав, распределение изучались В. С. Говорухиным (1929), Ф. В. Самбуком (1930, 1931), И. С. Хантимером (1959), В. А. Мартыненко (1989). Изучением луговой растительности и способов улучшения вычегодских лугов занимались Н. С. Котелина (1959, 2005), Л. П. Турубанова (1966). Анализ видового состава луговых сообществ в конкретных (локальных) флорах таежной зоны северо-востока европейской части России проведен В. А. Мартыненко (1974, 1987, 1996) и Г. С. Шушпанниковой (2004).

Однако, несмотря на накопленный достаточно обширный материал по поймам рек Вычегды и Печоры, слабо изученными остаются многие их притоки — реки Илыч, Сюзью, Щугор, Кажым, Виледь и др.

Материал и методика

В данной статье приведены результаты многолетних исследований 12 парциальных (по: Юрцев, 1982) флор (ПФ), пойменных экотопов бассейна р. Печоры и 7 ПФ бассейна р. Вычегды, расположенных в разных географических подзонах (от средней тайги до лесотундры) верхнего среднего и нижнего течения этих рек. Флоры изучались в пределах локальных флор, центрами которых явились различные населенные пункты (см. рисунок). Изучение ПФ проводилось в маршрутах при описании фитоценозов на пробных площадях (10 × 10 м) вдоль экологических профилей, которые закладывали по поперечнику поймы. На основе геоботанических описаний составлялись флористические списки для каждой парциальной флоры. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Анализ флоры проводили по методу А. И. Толмачева (1931).



Карта расположения районов исследования.

Б — Биостанция, ББ — Балбанью, БС — Большая Сыня, В — Возей, ВЛ — Виледь, КЖ — Кажым, МС — Малая Сыня, П — Печора, ПЖ — Пожег, ПТ — Подтыбок, С — Сыктывкар, СБ — Сэбысь, СН — Сыня-Нырд, У — Усинск, УИ — Усть-Илыч, УК — Усть-Кулом, Х — Харьягинск, Щ — Щугор (описания см. в тексте).

Географическое положение и характеристика районов исследования

Бассейн р. Печоры занимает 62 % площади Республики Коми (Зверева, 1969). По гидробиологическим и гидрологическим особенностям р. Печора (длина 1809 км) в пределах республики (1590 км) делится на три отдела. Верхняя Печора включает участок от устья до р. Волосница; средняя Печора — от р. Волосница до устья Усы; нижняя Печора — от устья Усы до северной границы Республики Коми. Р. Печора берет начало на Северном Урале, в верхнем течении она пересекает горную, увалистую полосы западного склона Северного Урала и область Печорской равнины.

В среднем течении р. Печора на значительном протяжении имеет каменистое дно, местами покрытое песчаными наносами, у берегов нередки отложения ила. На этом участке для реки характерны многочисленные галечные перекаты, каменистые пороги. Скорость течения — от 0.3 до 1.4 м/с. В последние годы практически все притоки (Илыч, Щугор и др.) в той или иной степени подвержены антропогенному воздействию и в своих водах содержат специфические вещества, которые часто превышают допустимые концентрации (Власова, 1997). По средней Печоре обследовано 3 ПФ.

Город Печора расположен в бассейне среднего течения р. Печоры, в Нижне-Печорском гидрологическом округе, который отличает интенсивное позднее весеннее половодье, короткая, прерываемая дождями, летне-осенняя межень и продолжительная (до 7—8 мес) устойчивая и крайне низкая по водности зимняя межень (Атлас.., 2001). Питание реки снеговое (75—85 %), дождевое (до 20 %), подземное (ниже 30 %). Район исследования относится к подзоне северо-таежных лесов с типичными для подзоны еловыми и березово-еловыми кустарничково-зеленомошными и долгомошными редкостойными лесами. В пойме реки — разнотравно-злаковые и разнотравные луга с доминированием *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Poa pratensis*, *Equisetum arvense* и др. Конкретная флора г. Печоры изучена В. А. Мартыненко (1987).

Р. Щугор (протяженность 300 км), правый приток р. Печоры, берет начало на горе Ярута (720 м над ур. м.). Бóльшая часть долины р. Щугор находится в горной части Урала, низовья — в пределах Печорской низменности. В районе исследования река меняет свое меридиональное направление на широтное. Формируется глубокая эрозионная горная долина. Пойма узкая (ширина 20—50 м), невысокая (1—2 м над ур. м.), воды имеют слабощелочную реакцию среды. Питание рек снеговое (55—60 %), дождевое (до 30 %), подземное (15—20 %). Район исследования относится к Горноуральскому гидрологическому округу, расположен в подзоне северо-таежных лесов.

Пос. Усть-Илыч расположен в устье р. Илыч, являющейся правым притоком р. Печоры. Данный район относится к Среднепечорскому гидрологическому округу, который характеризуется высоким и несколько растянутым по времени весенним половодьем, достаточно продолжительной (до 100—110 дней) умеренно прерывистой летне-осенней меженью и продолжительной (до 6—7 мес) устойчивой зимней меженью. Питание реки снеговое (50—65 %), дождевое (20—30 %), подземное (15—20 %). Район исследования относится к подзоне средней тайги. Здесь встречаются вторичные леса с преобладанием сосны; в пойме — злаково-разнотравные и разнотравные луга с доминированием *Equisetum arvense*, *Poa pratensis*, *Amoria repens*, в низких уровнях поймы — гигрофильные луга из *Deschampsia cespitosa*, *Carex acuta*, *Filipendula ulmaria*.

В нижнем течении р. Печора не представляет единого потока. Благодаря развитой пойме и наносам песчаного русла она образует сложную сеть курий, протоков и многочисленных пойменных водоемов. Для нижней Печоры характерны затяжной спад весенних вод, резкие колебания уровня воды, песчаное подвижное русло. Наиболее крупные притоки Печоры в ее нижнем течении — уральская Уса и тиманские реки Ижма и Пижма. В нижнем течении р. Печоры изучено 10 ПФ. Все изученные ПФ расположены в подзоне северо-таежных лесов, за исключением ПФ Харьягинска (в подзоне лесотундры), где преобладают ивняково-крупноерниковые кустарничково-зеленомошные тундры в сочетании с плоскобугристыми болотами.

Дер. Сыня-Нырд расположена в нижнем течении р. Усы при впадении в нее притока Б. Сыня. Большая и Малая Сыня — в районе железнодорожных мостов через эти реки. Уса — река Полярного Урала (длина 667 км), характер ее на всем протяжении равнинный и только в самом верховье горный. Дно русла р. Усы покрыто галечными и песчано-гравийными наносами, у берегов — заиленными. Районы исследования расположены в Нижнепечорском гидрологическом округе.

Город Усинск и пос. Возей расположены в нижнем течении р. Колвы, правого притока р. Усы, в Нижнепечорском гидрологическом округе. Пос. Харьягинск — в среднем течении р. Колвы при впадении в нее притока р. Харьяга. Р. Колва (длина 387 км) берет начало из нескольких озер, расположенных на южных склонах Большеземельской тундры и пересекает своим течением ряд неоднородных в геоморфологическом и почвенном отношении районов (Зверева, 1969). Верхний участок ее расположен в области последнего постмаксимального оледенения и характеризуется обилием болот и озер, наличием вечной мерзлоты. В среднем течении р. Колва располагается в древнеозерной долине, покрытой торфом и выстланной зандровыми песками, подстилаемыми моренными суглинками. Нижним своим течением представляет собой огромный заболоченный массив, расположенный в древней Усинской впадине. Характер р. Колвы на всем протяжении равнинный (0.3—0.7 м/с). Средняя ширина русла в нижнем и среднем течениях 300 м. Левый брег представлен террасой, достигающей 10 м выс. Высота правого берега до 5—6 м. По направлению к устью высота берегов постепенно снижается до 2—3 м. Конкретные (иначе локальные) флоры Усинска и Возея изучены Г. С. Шушпанниковой (1987), флоры Харьягинска — Т. В. Новаковской (1999).

Р. Балбанью (обследован левый берег) является левым притоком р. Кожим, впадающей в р. Косью — левый приток р. Усы. Район исследования расположен в предгóрной зоне Приполярного Урала на территории Национального парка «Югыд-Ва». Р. Балбанью характеризуется комплексом современных и древних погребенных долин. Первые хорошо развиты, имеют эрозионно-аккумулятивные террасы и поймы. Палеодолины отделены от современного уреза и погребены под осадками аккумулятивных террас или террасоувалов. Питание реки преимущественно снеговое (54 %), в меньшей степени дождевое (30 %) и подземное (16 %). Минерализация гидрокарбонатами кальция составляет 100—150 мг/дм^3 (Атлас.., 2001).

Р. Сэбысь (обследован правый берег) является правосторонним крупнейшим притоком р. Ижмы и остается в настоящее время экологически «чистой», течет по территории комплексного заказника «Сэбысь». Район исследования относится к Среднепечорскому гидрологическому округу.

Р. Сюзью является левым притоком р. Ижмы. Бассейн р. Сюзью относится к Южному Тиману. Эта часть Тимана является более плоской, орографическая особенность гряд, выделяемая в Среднем и особенно Северном Тимане, здесь утрачивается. Протяженность реки 80 км. Обследовано ее нижнее течение. Ширина реки на этом участке составляет 10—15 м при глубине 1—1.2 м. Скорость 0.6 м/с. В районе исследования река имеет полугорный характер и при размывании коренных пород образует узкую террасу, 80—120 м шир. Воды имеют слабощелочную реакцию среды. Питание реки снеговое (40—50 %), дождевое (20—25 %), подземное (25—30 %).

Р. Вычегда, вторая по величине после Печоры река Республики Коми, имеет протяженность 1131 км, берет свое начало на южной окраине Тимана. После впадения притока Чери Вычегодской р. Вычегда становится равнинной. Все ПФ расположены в подзоне средней тайги, где преобладают чернично-зеленомошные долгомошные еловые и березово-еловые леса, ближе к реке — сосновые, березовые и осиновые производные. В прирусловой части поймы встречаются осоковые (*Carex acuta*, *C. aquatilis* и др.) и крупнозлаковые луга (*Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinaceae*, *Alopecurus pratensis* и др.). В нижней части грив и межгривных понижений центральной и притеррасной части преобладают щучковые луга; на высоких гривах притеррасной части — разнотравно-злаковые и разнотравные луга (*Agrostis gigantea*, *A. tenuis*, *Leucanthemum vulgare*, *Ranunculus polyanthemos* и др.). В верхнем течении изучена 1 ПФ.

С. Пожег расположено на р. Пожег, которая является правым притоком верхнего течения р. Вычегды, в Тиманском гидрологическом округе. Река имеет полугорный характер, свое начало берег на Южном Тимане. Образует узкую долину с неширокой поймой (80—100 м), русло порожистое. На участках продольных межгривных долин течение спокойное.

В среднем течении, ниже с. Деревянск и до впадения р. Вымь, характер р. Вычегды меняется, река проявляет действенную боковую эрозию, широко меандрирует в рыхлых отложениях долины. Река имеет здесь хорошо разработанную долину с широкой старопойменной террасой (3—4 км) и более узкой пойменной (1—2 км). В бассейне среднего течения р. Вычегды наблюдаются генетические ряды озер «противоположного направления» озерам верхнего течения (Власова, 1997). В среднем течении изучено 5 ПФ.

С. Усть-Кулом и Биостанция Сыктывкарского университета находятся на правом берегу, пос. Подтыбок — на левом берегу р. Вычегды. Данный участок Вычегды относится к Вычегодско-Мезенскому гидрологическому округу, который характеризуется высоким весенним половодьем, сравнительно устойчивой и продолжительной (до 120—130 дней) летне-осенней меженью, 2—3 раза за сезон прерываемой дождевыми паводками и продолжительной (до 5—6 мес) зимней меженью. На этом участке река становится равнинной с песчаным и песчано-гравийным дном. Конкретная флора с. Усть-Кулом изучена В. А. Мартыненко (1974).

Город Сыктывкар расположен в устье р. Сысола, которая является левым притоком Вычегды, относится к Вычегодско-Мезенскому гидрологическому округу. Р. Сысола — один из самых значительных притоков Вычегды (длина 485 км), берет начало на плоском заболоченном Вятско-Камском междуречье. В верховьях долина выражена слабо, в среднем течении слабо врезана, берег ее высокий. На большом протяжении р. Сысолы наблюдаются боковая эрозия, размывы поймы и боровой террасы. При выходе на зандровую равнину долина становится широкой, русло сильно извилистое. В широкой пойме много стариц, протоков, прирусловых озер, курий. Русло реки песчано-галечное, песчаное, песчано-глинистое, деформирующееся. Пойма реки характеризуется изрезанностью пойменной и надпойменной террас, многочисленными старицами, протоками, озерами.

Пос. Кажым расположен на р. Кажым, являющейся притоком Сысолы, в гидрологическом округе Северных Увалов.

В нижнем течении р. Вычегда сохраняет равнинный характер, становится мощной, но в то же время спокойной, в прибрежье часто аккумулирует ил.

Р. Виледь является левым притоком р. Вычегды. Район исследования относится к Вилегодскому р-ну Архангельской обл. Р. Виледь (длина 321 км) берет свое начало на восточной периферии Вилегодского болота. Река извилистая, склоны слегка выпуклые, их высота возрастает вниз по реке от 3—5 до 10—12 м. Коренные склоны слабо рассечены балками и долинами протоков. Пойма прерывистая, ширина ее от нескольких десятков до 3000 м. Русло неразветвленное, сильно извилистое с симметричными профилями и однообразными крутыми и высокими берегами.

Анализ видового состава луговых сообществ

Флористическое богатство. В обследованных нами 19 ПФ пойменных экотопов выявлено 525 видов сосудистых растений из 72 семейств, из них 438 аборигенных и 87 заносных. Уровень видового разнообразия ПФ колеблется от 153 до 247 видов сосудистых растений, что составляет 40—62 % видового состава соответствующей локальной флоры. Флористическое богатство уменьшается в ПФ, как и в локальных, вдоль зонального градиента с юга на север (табл. 1). При этом в 8 ПФ пойменных экотопов подзоны средней тайги нами встречено 417 видов из 62

ТАБЛИЦА 1

Показатели флористического богатства парциальных флор (ПФ) пойменных экотопов северо-востока Европейской России

Район исследования ПФ	Зональное положение	Число		
		видов	родов	семейств
Бассейн Печоры		469	236	67
Средняя Печора				
Усть-Илыч	Средняя тайга	212	128	38
Щугор	Северная тайга	183	127	44
Печора	» »	212	130	41
Нижняя Печора				
Сюзью	» »	247	158	48
Сэбысь	» »	155	99	33
Большая Сыня	» »	185	109	34
Малая Сыня	» »	163	91	30
Балбанью	» »	178	100	37
Сыня-Нырд	» »	175	110	33
Усинск	» »	234	143	36
Возей	» »	218	134	35
Харьягинск	Лесотундра	153	94	28
Бассейн Вычегды		365	195	56
Верхняя Вычегда				
Пожег	Средняя тайга	207	114	38
Средняя Вычегда				
Усть-Кулом	» »	237	144	39
Биостанция	» »	203	123	39
Подтыбок	» »	231	131	37
Кажым	» »	210	123	36
Сыктывкар	» »	233	144	39
Нижняя Вычегда				
Виледь	» »	222	125	37

Примечание. Зональное положение и деление бассейна рек Печоры и Вычегды дается в пределах Республики Коми.

семейств, в 10 ПФ северной тайги — 380 видов из 58 семейств, в ПФ Харьягинска подзоны лесотундры — 153 вида из 28 семейств. В. А. Мартыненко (1987, 1996) на пойменных лугах подзоны средней тайги отмечает 294 вида, в подзоне северной тайги — 230 видов, в поймах рек Печоры и Вычегды — по 202 вида в каждой. Нами на пойменных лугах в бассейне р. Вычегды выявлено 469 видов из 67 семейств, в бассейне р. Вычегды — 365 видов из 56 семейств. Разница в числе видов объясняется большей протяженностью р. Печоры (1809 км) и тем, что она течет с юга на север, пересекая вместе со своими притоками несколько подзон (среднюю и северную тайгу, лесотундру и крупноерниковую тундру), в то время как р. Вычегда имеет меньшую протяженность (1130) и течет с востока на запад в одной подзоне — средней тайге.

В пойменных луговых сообществах бассейнов рек Печоры и Вычегды выявлено 35 редких видов, нуждающихся в охране (Красная книга.., 1998). Наибольшее число их отмечено в ПФ Щугора (*Rhodiola rosea*, *Dryas octopetala*, *Hedysarum arcticum* и др., всего 13 видов), Балбанью (*Pentaphylloides fruticosa*, *Astragalus norvegicus*, *Silene acaulis* и др., всего 12 видов), Сюзью (*Epipogium aphyllum*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Paeonia anomala* и др., всего 7 видов), Усть-Илыча (*Veronica spicata*, *Campanula persicifolia* и др., всего 5 видов). В других РФ пойменных экотопов встречено от 1 до 4 редких видов. Большинство редких видов (10) относится к категории 5 (Cd) — это довольно обычные, но резко сокращающие свою численность в условиях антропогенного воздействия видов (*Dryas octopetala*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Astragalus norvegicus* и др.); 2 вида (*Iris sibirica*, *Campanula persicifolia*) — из группы 1 (E), находятся под угрозой исчезновения, с критическим уровнем численности. По 6 видов отнесены к группам 2 (V) — это уязвимые виды с сокращающимся ареалом или с небольшой численностью популяций (*Rhodiola rosea*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Paeonia anomala* и др.) и 3 (R) — с узкой экологической амплитудой (*Pedicularis uralensis*, *Saxifraga oppositifolia* и др.).

Систематическая структура. На пойменных лугах во всех исследованных флорах по числу видов преобладают семейства *Poaceae* и *Asteraceae* (табл. 2). В ПФ пойменных экотопов лесотундры и северной тайги (за исключением Сюзью) первое место занимает семейство злаковых, в ПФ средней тайги (за исключением Пожега, Биостанции) — сложноцветных. В. А. Мартыненко (1996) отмечала, что в северных флорах злаков на 4—5 видов больше, чем сложноцветных, на более южных участках разница составляла 1—2 вида, или число видов было одинаковым. Положение других семейств, входящих в десятку ведущих, заметно изменяется. Третье место в пойменных луговых сообществах бассейнов рек Печоры и Вычегды занимает сем. *Cyperaceae*, что характерно для флор с хорошо выраженными поймами (Титов, Потокин, 2001). Однако положение его в ПФ пойменных экотопов изменяется с третьего до одиннадцатого места и зависит от степени заболоченности поймы. В ПФ Сюзью и Виледи заметно увеличивается видовое разнообразие сем. *Brassicaceae* за счет сорных видов, в то время как в большинстве других флор это семейство не входит в десятку ведущих. В ПФ пойменных экотопов лесотундры и крайне северной тайги (Харьягинск, Возей, Усинск и др.) к числу ведущих семейств относится *Salicaceae*. Доля 10 ведущих семейств в разных ПФ пойменных экотопов изменяется от 59.0 до 70.6 %.

Географическая структура Флора таежной зоны представляет собой комплекс различных географических элементов (Мартыненко, 1989). Географический анализ показал преобладание в ПФ пойменных экотопов, как и в локальных, бореальных видов (табл. 3). Показатель их участия в ПФ средней подзоны тайги несколько выше, чем в подзонах северной тайги и лесотундры. Большее участие бореальных видов в луговых сообществах бассейна р. Вычегды (63.4 %) по сравнению

ТАБЛИЦА 2

Место ведущих по числу видов семейств в парциальных флорах пойменных экотопов северо-востока Европейской России

Семейства	Бассейн Печоры												
	лесо-тундра	северная тайга										средняя тайга	для всего бассейна
	Х	В	У	СН	БС	МС	ББ	Щ	П	СБ	СЗ	УИ	
Poaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2
Asteraceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1
Ranunculaceae	3	4	4	4—7	5	4	3—4	4—5	8—9	4	5	4—5	5—6
Caryophyllaceae	4	3	3	3	3	3	3—4	4—5	3—5	6—7	3	4—5	4
Cyperaceae	5—8	8—11	7—9	8—11	8—9	6—10	6	3	3—5	3	7—8	3	3
Scrophulariaceae	5—8	8—11	5—6	4—7	6—7	6—10	8	7	6—7	8—10	—	6—7	7
Fabaceae	5—8	8—11	10—11	8—11	—	—	9—10	6	—	8—10	6	—	8
Polygonaceae	5—8	5	7—9	4—7	4	5	9—10	9—11	6—7	5	7—8	6—7	10
Equisetaceae	9—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salicaceae	9—10	6—7	7—9	8—11	8—9	6—10	7	—	8—9	8—10	—	—	—
Rosaceae	—	6—7	5—6	—	—	—	5	8	3—5	6—7	9—10	8—9	5—6
Juncaceae	—	8—11	10—11	8—11	10	6—10	—	9—11	—	—	—	10—11	—
Apiaceae	—	—	—	4—7	6—7	6—10	—	9—11	10	—	—	10—11	—
Brassicaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	9
Lamiaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9—10	8—9	—
% видов в 10 ведущих семействах	70.6	67.4	67.3	69.7	69.2	68.1	65.7	59.0	64.6	69.7	63.6	64.6	62.3

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Семейства	Бассейн Вычегды							
	средняя тайга							для всего бассейна
	ПЖ	УК	ПТ	Б	С	КЖ	ВЛ	
Poaceae	1	2	2	1	2	2	2	2
Asteraceae	2	1	1	2	1	1	1	1
Ranunculaceae	8—10	—	6—7	6	4—5	5	9	10
Caryophyllaceae	3	3	3	4	3	3	3—4	5
Cyperaceae	4	4	6—7	5	7—8	6—7	10	3
Scrophulariaceae	5	5	5	7	7—8	4	5	6
Fabaceae	7	7—10	9—10	8	9—12	9	6—7	7—8
Polygonaceae	6	6	8	9—10	6	8	8	9
Equisetaceae	—	—	—	—	—	—	—	—
Salicaceae	—	—	—	—	—	—	—	—
Rosaceae	—	7—10	4	3	4—5	6—7	3—4	4
Juncaceae	—	—	—	—	—	—	—	—
Apiaceae	8—10	7—10	—	9—10	9—12	—	—	—
Brassicaceae	8—10	7—10	—	—	9—12	—	6—7	7—8
Lamiaceae	—	—	9—10	—	9—12	10	—	—
% видов в 10 ведущих семействах	65.7	65.4	62.3	69.0	63.9	69.5	68.5	63.8

Примечание. Здесь и в табл. 3—6 даны те же условные обозначения районов исследования, что и на рисунке.

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов по широтным и долготным географическим группам в парциальных флорах пойменных экотопов северо-востока Европейской России

Географическая группа	Бассейн Печоры												
	лесотундра	северная тайга										средняя тайга	для всего бассейна
	Х	В	У	СН	БС	МС	ББ	Щ	П	СБ	СЗ	УИ	
Широтная													
Арктическая	4.0	3.2	2.6	1.6	0.5	0.6	7.4	3.3	1.9	—	0.8	0.9	4.3
Арктоальпийская	5.3	4.1	2.6	2.7	2.2	2.4	17.1	7.7	4.3	2.5	2.4	2.8	9.1
Гипоарктическая	11.3	9.2	8.2	7.0	6.0	6.2	14.9	5.5	5.2	2.5	4.9	2.8	8.2
Гипоаркто-монтанная	4.0	3.3	3.0	3.2	3.2	3.6	2.8	1.6	2.4	1.3	—	1.4	1.7
Арктобореально-монтанная	0.7	0.5	0.4	0.5	0.5	0.6	1.2	—	0.5	—	—	—	0.4
Бореальная	65.4	67.7	68.3	72.0	73.9	75.7	52.6	72.6	71.4	83.0	72.1	74.4	60.3
Неморально-бореальная	1.3	2.3	2.1	1.1	1.6	0.6	1.1	0.7	1.9	1.3	2.0	1.9	2.2
Неморальная	—	0.5	0.4	—	—	—	—	—	—	—	0.8	0.9	0.6
Лесостепная	1.3	1.8	3.0	2.2	1.6	1.8	—	2.2	1.9	1.3	2.4	2.8	3.0
Полизональная	6.7	7.4	9.4	9.7	10.5	8.5	2.9	4.4	10.5	8.1	14.6	12.1	10.2
Долготная													
Циркумполярная	45.4	34.6	32.7	36.5	33.9	34.7	46.3	42.6	36.2	34.4	30.8	30.2	35.0
Евразиатская	40.6	47.5	49.3	45.7	45.4	46.3	35.4	43.2	48.5	49.3	49.4	50.2	41.6
Европейская	8.0	9.6	9.9	9.7	10.4	11.0	8.6	9.3	8.1	11.3	11.7	11.2	12.3
Азиатская	3.3	3.7	3.4	3.8	4.9	4.3	9.1	3.3	2.4	3.1	2.0	2.3	5.8
Евразиатско-американская	0.7	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.4	—	0.4
Плюрегиональная	2.0	3.7	4.3	4.3	4.4	3.7	0.6	1.1	4.8	1.9	5.7	5.6	4.5
Эндем Урала	—	—	0.4	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	0.4

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Географическая группа	Бассейн Вычегды							
	средняя тайга							для всего бассейна
	ПЖ	УК	ПТ	Б	С	КЖ	ВЛ	
Широтная								
Арктическая	—	—	—	—	—	—	—	—
Арктоальпийская	1.0	0.8	0.4	1.0	1.3	0.5	0.5	1.1
Гипоарктическая	1.0	0.8	0.9	1.0	0.8	0.9	0.9	0.6
Гипоаркто-монтанная	1.0	1.6	0.4	1.0	1.2	1.4	0.9	0.9
Арктобореально-монтанная	—	—	—	—	—	—	—	—
Бореальная	76.6	75.9	80.0	75.7	70.1	79.0	72.0	63.4
Неморально-бореальная	1.5	2.0	1.7	1.9	2.1	1.4	1.4	2.3
Неморальная	1.0	—	1.3	1.4	1.3	0.9	0.5	1.1
Лесостепная	3.0	4.5	4.4	3.9	4.2	3.3	6.3	5.4
Полизональная	14.9	13.6	10.9	12.1	19.0	12.6	17.5	15.2
Долготная								
Циркумполярная	29.2	27.4	26.6	25.6	25.8	30.3	27.0	24.6
Евразиатская	48.5	52.5	53.8	52.2	53.1	49.3	50.4	50.7
Европейская	14.9	14.0	14.4	15.0	14.4	15.3	16.7	17.1
Азиатская	1.5	1.2	1.3	1.9	0.8	0.9	0.9	2.5
Евразиатско-американская	—	—	—	—	—	—	—	—
Плюрегиональная	5.9	4.9	3.9	5.3	5.9	4.2	5.0	5.1
Эндем Урала	—	—	—	—	—	—	—	—

с бассейном р. Печоры (60.3 %) можно объяснить более южным положением первых. Второе место по численности занимают полизональные виды. Наибольшее число этих видов отмечено в более южных ПФ пойменных экотопов средней подзоны тайги (Кажым, Усть-Кулом, Сюзью, Пожег, Виледь, Сыктывкар). Все эти флоры, за исключением Сюзью, расположены в бассейне р. Вычегды, где сосредоточено 15.2 % полизональных видов. В бассейне р. Печоры — несколько меньше (10.2 %). Число арктических и арктоальпийских видов увеличивается с юга на север: на пойменных лугах Печоры они составляют 13.4, Вычегды — 1.7 %. Гипоарктический элемент характерен для севера южной и юга тундровой природных зон, где образующие его виды приурочены к лесным, тундровым и болотным сообществам (Мартыненко, 1974). Гипоарктическая группа занимает второе место по численности в самых северных ПФ Харьягинска и Возея. Превышение доли северных элементов над южными элементами флоры является подзональной чертой северотаежных флор (Мартыненко, 1996). Виды неморальной широтной группы (*Stellaria holostea*, *S. nemorum*, *Euphorbia borodinii* и др.) на пойменных лугах немногочисленны, наибольший процент составляют в ПФ пойменных экотопов Биостанции (1.4 %), Сыктывкара и Подтыбка (по 1.3 % в каждой). В ПФ северной тайги их доля не превышает 0.5 % или они вовсе отсутствуют (Харьягинск, Сыня-Нырд, Б. Сыня, М. Сыня и др.). Доля видов лесостепной группы (*Carex praecox*, *Silene tatarica*, *Adonis sibiricus*, *Anemone sylvestris* и др.) возрастает от 1.3 до 3.0 % в ПФ пойменных экотопов северной тайги и от 2.8 до 6.3 % в ПФ средней тайги.

Анализ распределения видов по долготным географическим группам показывает высокое сходство ПФ пойменных экотопов как в пределах подзон, так и между собой (табл. 3). Во всех исследованных ПФ преобладают виды с евразиатским и циркумполярным распространением при большем участии первых. Только в ПФ Харьягинска подзоны лесотундры и Балбанью наблюдается увеличение доли циркумполярных видов (45.4 и 46.3 % соответственно) при незначительном снижении доли евразиатских (40.6 и 35.4 %). Участие европейских азиатских видов в сложении луговой растительности невелико. Доля видов с европейским ареалом на лугах лесотундры и северной тайги несколько меньше (8.0—11.7 %), чем на лугах средней тайги (11.2—16.7 %). При этом в ПФ юго-западного положения (Виледь) число европейских видов наибольшее (16.7 %). Среди доминантов в луговых сообществах к европейским видам относится *Bromopsis inermis*. Азиатская группа на лугах играет незначительную роль. Однако некоторые азиатские виды (*Elymus fibrosus*, *Calamagrostis purpurea*) доминируют в пойме. Их доля несколько выше в ПФ пойменных экотопов лесотундры и северной тайги (2.0—9.1 %) по сравнению с более южными флорами средней тайги (0.8—2.3 %). При этом наибольшая доля этих видов приходится на ПФ Балбанью (9.1 %) и наименьшая — на юго-западные ПФ Сыктывкара (0.8 %), Виледи и Кажыма (по 0.9 % в каждой). Число видов плюрегиональной группы изменяется в ПФ пойменных экотопов от 0.6 до 5.9 %; в ПФ бассейна Вычегды их доля составляет 5.1, Печоры — 4.5 %.

Общими для всех исследованных ПФ пойменных экотопов являются 50 видов. Большинство из них (90 %) — бореальные виды (*Equisetum arvense*, *Elymus fibrosus*, *Bromopsis inermis*, *Deschampsia cespitosa* и др.). Для ПФ северной тайги отмечен 71 вид, для средней тайги — 98 видов. Наибольшее число дифференциальных видов выявлено в ПФ Балбанью (38). Большинство этих видов — арктические и арктоальпийские (*Poa arctica*, *Draba alpina* и др.) и гипоаркто-монтанные (*Poa glauca*, *Stellaria peduncularis*). В ПФ Щугора — 21 дифференциальный вид, Сюзью — 13 видов, половина из них бореальной природы в основном с евразиатским (*Dactylorhiza traunsteineri*, *Baeothryon alpinum*, *Corydalis capnoides* и др.) распространением. В ПФ Щугора среди дифференциальных значительна доля арктических и арктоальпийских видов (*Harrimanella hypnoides*, *Diapensia lapponica*, *Phillodoce caerulea*, *Dryas octopetala* и др.). В ПФ Сюзью — виды полизональной группы (*Convolvulus arvensis*, *Psamnophiliella muralis* и др.). Число дифференциальных видов в других ПФ значительно меньше: в ПФ Печоры — 7 (*Silene repens*, *Adoxa moschatellina*, *Callitriche palustris* и др.); Виледи — 7 (*Lathyrus tuberosus*, *Atriplex patula*, *Sinapis arvensis* и др.); Подтыбка — 5 (*Ranunculus flamulla*, *Potentilla erecta*, *Euphrasia fennica* и др.); Усть-Илыча — 4 (*Carex digitata*, *Alchemilla glomerulans*, *Aegopodium podagraria* и др.); Усть-Кулома — 4 (*Iris sibirica*, *Gymnadenia conopsea*, *Cenolophium dendatum* и др.); Кажыма — 4 (*Carex atheroides*, *Fagopyrum esculentum*, *Viola arenaria*, *Daphne mezereum*); Усинска — 4 (*Carex physocarpa*, *Picris hieracioides*, *Alchemilla obtusiformis*); Сэбыся — 2 (*Carex appropinquata*, *C. lasiocarpa*), Возея — 2 (*Eleocharis acicularis*, *Saxifraga radiata*), Пожега — 1 (*Vicia sylvatica*). В ПФ Харьягинска, Сыня-Нырд, Б. Сыни и М. Сыни дифференциальных видов не обнаружено. Однако ПФ Харьягинска наиболее схожа по видовому составу с ПФ Возея (коэффициент сходства 0.8), Сыня-Нырд — с Б. Сыней и М. Сыней (0.9) и три последних — с Печорой (0.7).

Эколого-биоморфологический и ценотический анализ. Анализ видового состава растений по основным жизненным формам выявил заметное разнообразие травянистых растений (табл. 4). Преобладающую роль в сложении луговой растительности Вычегды и Печоры играют многолетние корневищные травы (35.4 и 40.4 %). Этот факт объясняется тем, что отбор вегетативно подвижных видов в поймах рек происходит под воздействием факторов поемности, аллювиальности и вертикального наращивания поймы (Шенников, 1941). Вегетативная подвижность корневищных видов позволяет довольно быстро отрастать после перекрывания речным аллювием, закрепляться на размываемом паводковыми водами субстрате и довольно активно занимать после паводка образовавшиеся поверхности из речного аллювия различного механического состава. Доля одно-, двулетников выше в более южных ПФ бассейна Вычегды (11.8—22.8 %), а также в ПФ Усть-Илыча (15.5 %) и Сюзью (20.6 %). Большинство этих видов сорные травы. Доля кустарников и кустарничков выше в ПФ бассейна Печоры (8.5 %) по сравнению с ПФ Вычегды (52 %), что связано со слабым антропогенным воздействием на эти луга и постепенным их закустариванием. Таковы основные тенденции, наблюдаемые в парциальных флорах пойменных луговых экотопов и других регионов (Прокопьев, 1981; Хмелев, Демина, 1998; Титов, Потокин, 2001, и др.).

Основу травостоя лугов составляют виды разных флороценотических групп (табл. 5), что указывает не только на интразональный характер флоры, но и на гетерогенность формационного состава флоры лугов. Луговые виды встречаются на пойменных дренированных местообитаниях среднего и высокого экологических уровней, песчаных косах и прирусловых валах (43.4—62.0 %). Лесо-луговые виды (*Solidago virgaurea*, *Stellaria longifolia*, *S. bungeana* и др.) входят в состав пойменных лугов среднего и высокого уровней, лесных опушек. В связи с послелесным происхождением и лесным окружением луговых массивов вполне закономерно присутствие на лугах видов лесной группы (*Picea obovata*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Equisetum sylvaticum* и др.). Наименьший процент лесных видов отмечен и в самой северной ПФ пойменных экотопов Харьягинска (11.8 %), а также в ПФ бассейна Вычегды — Виледи (10.8 %), Усть-Кулома (12.7 %), Пожега (13.0 %), на которых ведется ежегодное сенокошение. На сырых лугах произрастают виды болотной и прибрежно-водной групп (*Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Arctophila fulva*, *Eleocharis palustris* и др.), доля которых изменяется от уровня поймы. В ПФ пойменных экотопов Печоры в связи с большей заболоченностью территории доля бо-

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов по жизненным формам в парциальных флорах пойменных экотопов северо-востока Европейской России, %

Жизненная форма	Бассейн Печоры												
	лесотундра	северная тайга										средняя тайга	для всего бассейна
	Х	В	У	СН	БС	МС	ББ	Щ	П	СБ	СЗ	УИ	
Деревья	2.0	2.3	2.6	2.3	2.2	2.5	2.9	0.5	3.8	3.2	0.4	0.9	2.1
Кустарники	5.3	5.1	4.7	5.1	5.4	5.5	8.0	0.5	4.8	3.9	0.4	1.9	4.7
Полукустарники	—	0.5	—	—	0.5	0.6	—	—	—	—	—	—	0.2
Кустарнички	0.7	0.9	0.4	—	0.5	0.6	3.4	6.6	1.0	—	3.2	—	3.0
Полукустарнички	0.7	—	0.4	0.6	0.5	0.6	—	1.1	0.5	0.6	0.4	0.9	0.6
Травы многолетние:	86.6	80.6	80.4	79.5	81.2	81.1	82.3	83.7	80.0	83.3	75.0	80.8	74.8
корневищные	44.0	39.1	38.4	34.8	37.9	36.9	48.5	41.1	39.1	42.7	36.3	38.4	40.4
корневищно-рыхлокустовые	2.7	1.8	2.1	2.9	2.2	2.5	1.7	1.6	1.9	3.2	2.4	1.4	1.1
корневищно-плотнокустовые	1.3	0.9	0.9	1.1	1.1	1.2	0.6	1.1	1.0	0.6	0.4	0.9	0.2
корневищно-корнеотпрысковые	—	0.5	0.4	0.6	0.5	0.6	0.6	0.5	0.5	0.6	0.8	0.5	0.2
корнеотпрысковые	3.3	2.3	3.0	2.9	2.7	3.0	0.6	2.2	2.9	1.9	3.2	3.3	2.1
стержне-корнеотпрысковые	—	0.9	0.9	1.1	0.5	0.6	0.6	0.5	1.4	1.3	1.6	1.9	0.9
стержнекорневые	12.0	12.4	12.9	12.6	12.0	12.4	10.9	12.0	10.5	10.4	10.9	9.9	10.2
рыхлокустовые	12.7	11.5	11.2	12.0	11.5	11.8	5.7	7.2	9.9	8.4	6.1	10.9	7.9
плотнокустовые	3.3	2.3	2.1	2.9	2.7	3.0	3.4	4.4	3.3	2.6	3.2	1.9	2.6
кистекорневые	5.3	6.5	6.0	5.7	7.5	6.7	5.7	7.2	6.6	8.4	6.1	5.7	4.5
ползучие	—	1.4	1.3	1.7	1.6	1.8	—	0.5	1.0	1.3	0.8	0.9	0.6
столонообразующие	1.3	0.5	0.4	0.6	0.5	0.6	2.9	2.7	1.4	1.9	1.6	2.8	2.1
луковичные	0.7	0.5	0.4	—	—	—	1.1	1.1	—	—	—	0.9	0.9
клубнеобразующие	—	—	0.4	0.6	0.5	—	—	1.6	0.5	—	1.6	1.4	1.1
Травы одно-, двулетние:	4.7	10.6	11.5	12.5	9.7	9.1	3.4	7.6	9.9	9.0	20.6	15.5	14.6
мочковатокорневые	2.0	1.8	1.7	2.3	1.6	1.8	1.1	1.6	1.4	0.6	2.0	1.9	1.1
стержнекорневые	2.0	7.4	8.5	9.1	6.5	5.5	1.7	3.8	7.1	7.1	16.6	12.7	12.2
гаусториальные полупаразиты	0.7	1.4	1.3	1.1	1.6	1.8	0.6	2.2	1.1	1.3	2.0	0.9	1.3

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Жизненная форма	Бассейн Вычегды							
	средняя тайга							для всего бассейна
	ПЖ	УК	ПТ	Б	С	КЖ	ВЛ	
Деревья	1.9	2.5	4.8	3.9	2.6	2.4	1.8	3.0
Кустарники	1.9	3.0	4.3	2.5	2.6	1.9	3.2	3.6
Полукустарники	—	—	—	—	—	—	—	—
Кустарнички	—	0.4	—	—	1.3	0.5	—	1.1
Полукустарнички	0.5	0.4	0.5	—	0.4	1.0	0.5	0.5
Травы многолетние:	78.8	75.1	74.5	81.8	73.8	76.2	71.7	70.9
корневищные	37.7	34.7	32.2	39.4	34.8	34.2	29.8	35.4
корневищно-рыхлокустовые	2.9	2.5	1.7	2.5	2.1	2.4	2.2	1.4
корневищно-плотнокустовые	0.5	0.4	0.9	1.0	0.9	0.5	0.9	0.3
корневищно-корнеотпрысковые	0.5	0.4	0.5	—	—	0.5	0.5	0.3
корнеотпрысковые	2.4	3.4	2.6	3.0	3.4	3.3	3.6	2.7
стержне-корнеотпрысковые	1.0	1.7	2.2	2.5	2.1	1.4	2.2	1.1
стержнекорневые	11.2	10.5	11.2	10.3	9.5	10.0	11.6	10.1
рыхлокустовые	10.1	9.3	7.8	7.8	8.2	9.5	6.3	6.8
плотнокустовые	2.4	2.5	2.6	3.0	2.1	2.9	1.8	3.0
кистекорневые	6.3	5.5	7.4	7.8	6.0	6.2	6.8	4.4
ползучие	1.4	1.3	1.3	1.5	1.3	1.4	1.4	0.8
столонообразующие	1.4	1.7	3.5	2.5	2.6	3.3	3.6	2.7
луковичные	—	0.4	—	—	0.4	0.6	0.5	0.5
клубнеобразующие	1.0	0.8	—	0.5	0.4	—	0.5	1.4
Травы одно-, двулетние:	16.9	18.6	15.9	11.8	19.3	18.0	2.8	20.9
мочковатокорневые	1.4	1.7	1.7	2.0	2.6	1.9	1.8	1.4
стержнекорневые	13.6	14.8	10.7	7.8	15.0	13.2	18.8	17.3
гаусториальные полупаразиты	1.9	2.1	3.5	2.0	1.7	2.9	2.2	2.2

ТАБЛИЦА 5

Распределение видов по эколого-ценотическим группам в парциальных флорах пойменных экотопов северо-востока Европейской России, %

Эколого-ценотическая группа	Бассейн Печоры												
	лесотундра	северная тайга										средняя тайга	для всего бассейна
	Х	В	У	СН	БС	МС	ББ	Щ	П	СБ	СЗ	УИ	
Луговая	59.5	55.9	57.7	57.7	58.9	62.0	50.6	48.2	51.4	56.8	43.4	49.5	41.7
Лесо-луговая	3.9	3.2	3.4	4.0	3.8	3.7	2.2	3.8	3.3	3.2	2.8	3.3	1.9
Болотно-луговая	0.7	0.9	0.9	1.1	0.5	0.6	1.1	0.5	0.9	1.3	0.8	0.5	0.6
Лесная	11.8	15.2	14.5	13.2	13.5	13.5	18.6	18.7	17.9	14.8	16.2	13.2	18.5
Болотная	13.1	11.5	19.4	10.2	10.3	9.2	8.5	15.3	12.3	11.6	9.7	10.8	11.6
Прибрежно-водная	1.3	1.4	1.7	1.2	1.6	0.6	1.1	0.5	2.9	2.6	0.8	2.4	1.9
Тундровая и скальных комплексов	2.6	—	—	—	—	—	15.7	11.5	—	—	2.4	—	8.4
Открытых группировок	1.9	2.3	1.7	2.3	1.6	1.8	1.1	0.5	1.4	1.3	0.8	0.5	1.1
Антропохорная	7.1	9.6	10.7	10.3	9.8	8.6	1.1	6.0	9.9	8.4	23.1	18.9	14.2

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Эколого-ценотическая группа	Бассейн Вычегды							
	средняя тайга							для всего бассейна
	ПЖ	УК	ПТ	Б	С	КЖ	ВЛ	
Луговая	56.9	53.1	51.9	55.3	46.3	53.8	50.8	43.9
Лесо-луговая	3.4	3.0	3.0	3.4	4.3	3.8	3.6	3.0
Болотно-луговая	1.0	0.4	0.9	1.0	0.9	1.0	0.5	0.5
Лесная	13.0	12.7	18.2	16.2	15.9	15.2	10.8	17.4
Болотная	6.8	8.0	8.2	10.8	6.8	7.2	10.7	10.6
Прибрежно-водная	2.0	1.3	1.7	1.5	1.7	1.4	1.4	1.6
Тундровая и скальных комплексов	—	—	—	—	—	—	—	—
Открытых группировок	0.5	0.8	0.9	1.0	0.9	—	—	0.5
Антропохорная	15.4	20.7	15.2	11.8	23.2	17.6	25.2	22.5

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов по экологическим группам в парциальных флорах пойменных экотопов северо-востока Европейской России, %

Экологическая группа	Бассейн Печоры												
	лесо-тундра	северная тайга										средняя тайга	для всего бассейна
	Х	В	У	СН	БС	МС	ББ	Щ	П	СБ	СЗ	УИ	
По увлажнению													
Суккуленты	—	—	—	—	0.5	0.6	0.6	0.5	0.5	—	—	1.0	0.2
Ксеромезофиты	5.2	5.0	4.7	5.1	5.4	4.9	6.1	6.6	5.2	4.5	5.3	3.3	4.9
Мезофиты	57.5	61.1	62.8	61.1	59.6	62.0	54.0	58.0	57.5	61.4	67.2	66.1	59.9
Гигромезофиты	12.4	11.9	10.7	12.6	13.5	13.5	—	10.3	12.3	11.6	8.9	9.9	12.2
Мезогигрофиты	9.2	7.8	7.7	6.9	5.4	4.3	6.7	4.4	5.2	3.2	3.2	2.8	5.3
Гигрофиты	15.7	14.2	14.2	14.3	15.6	14.7	14.0	20.2	18.8	19.3	15.4	16.9	17.3
Гидрофиты	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	0.2
По богатству почвы													
Олиготрофы	1.9	1.8	1.3	1.1	1.1	4.5	4.5	6.0	2.8	1.9	4.4	3.3	4.4
Олигомезотрофы	24.5	20.2	18.4	21.1	19.5	20.9	16.9	20.2	21.7	19.4	13.8	17.5	17.1
Мезотрофы	68.6	71.2	73.5	70.3	72.4	70.1	76.4	68.3	67.6	69.0	71.7	69.8	72.1
Мезоэутрофы	3.7	5.0	5.1	5.2	4.3	4.3	1.1	4.4	5.6	6.5	8.1	7.9	5.1
Евтрофы	1.3	1.8	1.7	2.3	2.7	3.0	1.1	1.1	2.3	3.2	2.0	1.5	1.3

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Экологическая группа	Бассейн Вычегды							
	средняя тайга							для всего бассейна
	ПЖ	УК	ПТ	Б	С	КЖ	ВЛ	
По увлажнению								
Суккуленты	0.5	—	0.4	—	0.4	0.5	0.9	0.5
Ксеромезофиты	3.9	3.8	4.8	4.4	3.9	5.2	5.4	4.7
Мезофиты	65.2	68.0	66.7	63.6	66.9	66.2	69.3	66.4
Гигромезофиты	11.1	11.8	9.5	11.3	11.1	12.4	8.1	10.1
Мезогигрофиты	4.3	3.8	3.0	3.4	3.9	3.8	3.2	3.3
Гигрофиты	15.0	12.6	15.6	17.3	14.8	11.9	13.1	15.0
По богатству почвы								
Олиготрофы	1.4	2.6	2.1	1.5	3.4	2.4	1.8	3.2
Олигомезотрофы	19.3	17.7	17.3	16.7	15.5	15.7	15.7	16.2
Мезотрофы	71.6	71.3	72.8	63.9	71.7	72.3	72.6	71.0
Мезоэутрофы	5.7	6.7	6.1	5.9	7.7	7.6	9.0	8.6
Евтрофы	2.0	1.7	1.7	2.0	1.7	2.0	0.9	1.0

лотных видов несколько больше (8.5—15.3 %), чем ПФ Вычегды (6.8—10.8 %). В ПФ пойменных экотопов Балбанью и Щугора (Приполярный Урал) присутствуют тундровые виды и виды скальных комплексов (*Juncus arcticus*, *Rumex arcticus*, *Draba alpina*, *Silene acaulis* и др.). При значительных антропогенных нагрузках в луговых сообществах появляются антропохорные виды: в среднетаежных ПФ их значительно больше (11.8—25.2 %), чем в большинстве северо-таежных и лесотундровых (1.1—10.7 %). При этом наибольшее антропогенное воздействие ощущается в ПФ Виледи (25.2 %), Сыктывкара (23.2 %), Усть-Кулома (20.7 %), Сюзью (23.1 %).

Основу травостоя пойменных лугов составляют мезофильные и гигрофильные травы (Шенников, 1941). Однако доля влаголюбивых видов в изученных ПФ сильно варьирует (табл. 6). В ПФ Печоры в связи с большей заболоченностью и обводненностью территории их несколько больше (22.8 %) по сравнению с Вычегдой (18.3 %). Анализ видов по отношению к фактору богатства почв (табл. 6) выявил преобладание в луговых сообществах, как и в лесных подзоны средней тайги (Дегтева и др., 2001), видов мезотрофов (63.9—76.4 %) при значительно меньшем числе олигомезотрофов (13.8—24.5 %). Доля видов других экологических групп мала.

Таким образом, парциальные флоры пойменных экотопов бассейнов рек Печоры и Вычегды включают от 40 до 62 % видового состава соответствующей локальной флоры. Уровень видового разнообразия ПФ пойменных экотопов колеблется от 153 до 247 видов сосудистых растений. Характер растительности пойм меняется с изменением пойменных (интразональных) процессов и зонального фактора, которые и определяют состав ПФ, включая таксономический, систематический, географический, эколого-биоморфологический.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Республики Коми. М., 2001. 552 с.

Болотова В. М. Луга // Производительные силы Коми АССР: Растительный мир. М., 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 226—262.

Власова Т. А. Химический состав, качество поверхностных вод республики // Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар, 1997. С. 92—99.

Говорухин В. С. Растительность бассейна р. Илыч // Тр. О-ва изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока. 1929. Т. 1. Вып. 1. С. 7—106.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.

Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л., 1969. 279 с.

Котелина Н. С. Пойменные луга р. Вычегды и пути их улучшения // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 7—112.

Котелина Н. С. Изученность этапов антропогенных сукцессий на лугах бассейна Вычегды. Сыктывкар, 2005. 52 с.

Красная книга Республики Коми. М.; Сыктывкар, 1998. 528 с.

Мартыненко В. А. Сравнительная характеристика бореальных флор северо-востока европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 27 с.

Мартыненко В. А. Анализ видового состава луговых сообществ в конкретных флорах таежной зоны европейского Севера // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 136—141.

Мартыненко В. А. Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока. Л., 1989. 134 с.

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзоны тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Новаковская Т. В. Антропогенная трансформация растительного покрова на Харьягинском нефтегазовом месторождении (Ненецкий автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 22 с.

Прокопьев Е. П. Систематический и эколого-биологический состав флоры поймы Иртыша // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1166—1175.

Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 140—145.

Самбук Ф. В. Основные типы лугов в пойме Печоры // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1931. Вып. 33. С. 23—145.

Титов Ю. В., Потокин А. Ф. Растительность поймы реки Таз. Сургут, 2001. 140 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. ботан. общ. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Турубанова Л. П. Сообщества поймы р. Вычегды // Классификация растительности СССР. М., 1966. С. 55—58.

Хантимер И. С. Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 173—265.

Хмелев К. Ф., Демина О. Н. Анализ флоры дельты реки Дон // Бот. журн. 1988. Т. 83. № 2. С. 1—12.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 511 с.

Шушпанникова Г. С. Флора нижнего течения реки Колвы (Коми АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 22 с.

Шушпанникова Г. С. Анализ луговых парциальных флор речных бассейнов европейского Северо-Востока России // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева: Матер. VI Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Сыктывкар, 2004. С. 53—58.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

SUMMARY

A species composition has been studied of meadow phytocoenoses of 19 local floras in the Pechora and Vychegda River basins. 525 vascular plant species are recorded, among them 438 native and 87 adventive species. From 40 to 62 % of the species are concentrated in parcial floras of the flood plain in different local floras. *Asteraceae* (58 species) and *Poaceae* (45 species) are dominant families. Some taxonomical, geographical and ecocoenotical spectra are shown. Based on the composition and proportions of plants of different geographical groups, the meadow communities are considered as composed by the boreal Eurasian species. Herbaceous perennials prevail — 71.7—86.6 %, among them rhizomatous herbs dominating (29.8—44.0 %); annual plants amount 3.4—22.8 %. The meadow flora of the flood plains of the Pechora and Vychegda River basins is very rich and diverse. The flora of the flood-plain meadows has a zonal character.

УДК 581.412 + 581.533(253 : 571.14 + 571.151) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 9

© М. П. Тищенко

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КУСТАРНИКОВ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ ПРИОБЬЯ И ГОРНОГО АЛТАЯ

M. P. TISHCHENKO. BIOMORPHOLOGICAL FEATURES AND POPULATION STRUCTURE OF SHRUBS IN PINE FORESTS OF THE OB RIVER AREA AND ALTAI MOUNTAINS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su

Поступила 15.09.2006
Окончательный вариант получен 14.02.2007

Исследованы видовой состав, доминанты и плотность кустарникового яруса на 2 модельных участках соснового леса: в Приобье и Горном Алтае. Проведен биоморфологический анализ кустарников, представлено разнообразие их жизненных форм. Выявлены механизмы устойчивости видов подлеска: высокий полиморфизм и вегетативная подвижность. Изучена возрастная структура ценопопуляций 8 видов подлеска в Приобском бору и 10 видов — в сосновом лесу Горного Алтая. Выявлено разнообразие типов ценопопуляций и механизмы устойчивости видов. Показано, что популяционная структура видов кустарникового яруса в сосновых лесах тесно связана со структурой и проективным покрытием травостоя. Наиболее устойчивое положение в подлеске занимают вегетативно подвижные виды.

Ключевые слова: биоморфология, жизненная форма, кустарник, сосновые леса, ценопопуляция, возрастная структура, возрастной спектр.

В настоящее время одним из наиболее перспективных направлений популяционно-онтогенетических исследований является анализ взаимоотношений между видами или группами видов, объединяемых на основе сходства их адаптивных стратегий или фитоценотически значимых признаков поведения (Жукова, 2001). В восточноевропейских широколиственных лесах в качестве функциональных многовидовых подсистем фитоценоза рассматривались синузии деревьев, кустарников и трав (Восточноевропейские.., 1994). Перспективность такого подхода была подтверждена нами в ходе популяционно-онтогенетических исследований черневых лесов Салаирского кряжа, позволивших выявить специфику функциональной организации фитоценозов этой своеобразной формации. В частности, были установлены закономерности формирования кустарникового яруса в крупнотравных сообществах (Tishchenko, 2000; Тищенко, 2001). Необходимо отметить, что, несмотря на интенсивное развитие популяционно-онтогенетического направления, кустарники остаются до сих пор одной из наименее изученных жизненных форм. Поэтому были начаты исследования популяционной структуры видов подлеска сосновых лесов, аналогичные тем, которые проводились в черневых лесах. Для сравнения взяты равнинные леса Приобья и низкогорные леса Алтая.

Цель настоящей работы — провести сравнительный анализ видового состава и плотности подлеска, спектров жизненных форм, биоморфологических особенностей и возрастной структуры ценопопуляций всех видов кустарников на 2 модельных участках сосновых лесов, выяснить их ценотические позиции и механизмы устойчивости.

Материал и методика

Исследования проводились на 2 пробных площадях по 0.25 га. Первая пробная площадь была заложена в сосновом лесу, расположенном в правобережье р. Оби, на берегу Бердского залива в районе пос. Новый Новосибирской обл. Для исследования был выбран участок леса с невысокой антропогенной нагрузкой. На пробной площади отсутствовали тропиночная сеть, свежие пиленые пни, следы пожара. Рельеф ровный, с очень незначительным уклоном на запад.

Вторая пробная площадь располагалась в сосновом лесу на северо-восточном склоне 15° в окрестностях пос. Камлак Шебалинского р-на Республики Горный Алтай. На участке имеются следы старых порубок. Антропогенное воздействие в настоящее время незначительное: осуществляется лишь прогон скота. Краткая геоботаническая характеристика пробных площадей представлена в табл. 1.

В основу работы положен ценопопуляционный метод (Ценопопуляции.., 1976). В пределах каждой пробной площади были заложены 4 параллельные трансекты 5 × 50 м, разбитые на учетные площадки 5 × 5 м (всего по 40 учетных площадок). На трансектах был выявлен видовой состав кустарникового яруса и проведен сплошной перечет всех особей и парциальных образований с указанием возрастно-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пробных площадей

№ п/п	Ассоциация	Древесный ярус				Кустарниковый ярус		Травяной ярус		
		состав	сомкнутость	высота, м	диаметр стволов, см	сомкнутость	высота, м	ОПП, %	высота, см	доминанты
1	Сосновый лес разнотравно-осоковый	10С	0.5	25—30	35—40	0.3—0.4	1.5—2.0	40—60	30—40	*Carex macroura* Meinsh, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.
2	Сосновый лес крупнотравно-осоково-вейниковый	9С 1Б	0.5	С 25—30 Б 15—20	С 30—35 Б 10—15	0.1	2.0—2.5	90—100	70—80	*Carex macroura*, *Calamagrostis arundinacea*, *Aconitum krylovii* Steinb.

Примечание. С — сосна, Б — береза, ОПП — общее проективное покрытие.

го состояния, основных морфометрических параметров (высота, диаметр кроны, количество и диаметр скелетных осей), для взрослых особей — жизненной формы, для подроста — происхождения (семенного или вегетативного). Всего было обследовано 1700 экз. кустарников. Возрастное состояние определялось на основе диагностических признаков, выделенных нами и другими авторами при изучении онтогенеза видов (Буланая, 1985; Лащинский, Ревякина, 1986; Давлетшина, Уланова, 1997; Тищенко, 1997, 2000; Васильева, 1999). Жизненные формы выделялись в соответствии с классификацией И. И. Истоминой и Н. Н. Богомоловой (1991). Названия видов приведены по Флоре Сибири (2003).

Результаты и обсуждение

На первой пробной площади (в Приобском бору) в подлеске было отмечено 11 видов: *Acer negundo* L. — клен ясенелистный, *Caragana arborescens* Lam. — карагана древовидная, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt — кизильник черноплодный, *Crataegus sanguinea* Pall. — боярышник кроваво-красный, *Malus baccata* (L.) Borkh. — яблоня ягодная, *Padus avium* Mill. — черемуха обыкновенная, *Ribes spicatum* Robson — смородина колосистая, *Rosa majalis* Herrm. — шиповник майский, *Salix caprea* L. — ива козья, *Sorbus sibirica* Hedl. — рябина сибирская и *Viburnum opulus* L. — калина обыкновенная. На второй пробной площади (Горный Алтай) зарегистрировано 14 видов. 9 из них (*Cotoneaster melanocarpus*, *Crataegus sanguinea*, *Malus baccata*, *Padus avium*, *Ribes spicatum*, *Rosa majalis*, *Salix caprea*, *Sorbus sibirica* и *Viburnum opulus*) — общие с Приобским бором. Кроме того, отмечены *Rhododendron dauricum* L. — рододендрон даурский, *Rubus idaeus* L. — малина обыкновенная, *Sambucus sibirica* Nakai — бузина сибирская, *Spiraea chamaedryfolia* L. — таволга дубровколистная и *S. media* Franz Schmidt — таволга средняя.

Исследование показало, что общая плотность кустарников и плотность взрослых

ТАБЛИЦА 2

Плотность ценопопуляций кустарников в Приобском бору (шт./га)

Виды	Взрослые (v—s)	Семенной подрост (j—im)	Вегетативный подрост	Общая плотность
Rosa majalis	1458.0	13.5	1984.5	3456.0
Caragana arborescens	918.0	2470.5	27.0	3415.5
Ribes spicatum	445.5	54.0	958.5	1458.0
Sorbus sibirica	148.5	621.0	40.5	810.0
Padus avium	67.5	94.5	499.5	661.5
Viburnum opulus	67.5	27.0	216.0	310.5
Salix caprea	108.0	—	—	108.0
Crataegus sanguinea	40.5	40.5	—	81.0
Acer negundo	—	27.0	—	27.0
Malus baccata	27.0	—	—	27.0
Cotoneaster melanocarpus	—	13.5	—	13.5
Всего	3280.5	3361.5	3726.0	10368.0

Примечание. Индексы возрастных состояний: j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, s — сенильное.

особей на обеих пробных площадях практически одинаковы (табл. 2 и 3). Наиболее яркие различия по плотности проявились в соотношении семенного подроста (ювенильные и имматурные особи семенного происхождения) и вегетативного подроста (ювенильные и имматурные парциальные образования). Если в Приобском бору семенное и вегетативное потомство имеет примерно одинаковую плотность (соотношение 1 : 1), то в Горном Алтае плотность семенного подроста ничтожна

ТАБЛИЦА 3

Плотность ценопопуляций кустарников в сосновом лесу Горного Алтая (шт./га)

Виды	Взрослые (v—s)	Семенной подрост (j—im)	Вегетативный подрост	Общая плотность
Spiraea chamaedryfolia	1468.0	33.1	1148.0	2649.1
Rhododendron dauricum	640.2	55.2	1733.0	2428.4
Viburnum opulus	209.7	33.1	1434.9	1677.7
Rubus idaeus	529.8	—	1114.9	1644.7
Spiraea media	342.2	—	651.2	993.4
Ribes spicatum	33.1	—	419.4	452.5
Padus avium	88.3	110.4	99.3	298.0
Rosa majalis	77.3	—	66.2	143.5
Sorbus sibirica	55.2	22.1	—	77.3
Crataegus sanguinea	33.1	—	—	33.1
Cotoneaster melanocarpus	22.1	—	—	22.1
Salix caprea	—	22.1	—	22.1
Malus baccata	11.0	11.0	—	22.0
Sambucus sibirica	11.0	—	—	11.0
Всего	3521.0	287.0	6666.9	10474.9

ТАБЛИЦА 4

Биоморфологическое разнообразие кустарников в Приобском бору

Виды	Встречаемость жизненных форм, %					
	ГГК	ГКО	ЭГК	КГК	АК	Д
Padus avium	—	—	60.0	40.0	—	—
Ribes spicatum	—	—	96.9	3.1	—	—
Rosa majalis	—	85.7	3.8	3.8	1.9	4.8
Viburnum opulus	80.0	—	20.0	—	—	—
Caragana arborescens	16.4	—	19.4	52.2	1.5	10.5
Salix caprea	—	—	—	37.5	37.5	25.0
Sorbus sibirica	—	—	—	27.3	9.1	63.6

Примечание. Жизненные формы: ГГК — гипогеогенно-геоксильный кустарник, ГКО — геоксильный корнеотпрысковый кустарник, ЭГК — эпигеогенно-геоксильный кустарник, КГК — компактный геоксильный кустарник, АК — аэроксильный кустарник, Д — деревце.

(соотношение 1 : 23), и возобновление происходит преимущественно вегетативным путем, как и в крупнотравных сообществах черневых лесов Салаира. Травяной покров исследованного сообщества в Горном Алтае имеет большое сходство с нижним ярусом черневых лесов. Он характеризуется высокой сомкнутостью, верхний подъярус образован крупнотравьем, а в нижнем доминируют дерновинные виды. Практически полный переход видов подлеска в этом сообществе к вегетативному возобновлению подтверждает выявленную ранее закономерность (Tishchenko, 2000; Тищенко, 2001), что основным фактором, препятствующим семенному возобновлению кустарников в лесных сообществах, выступает сомкнутый травяной ярус. В Приобском бору, где травяной покров довольно разреженный, наряду с вегетативным возобновлением видов подлеска идет интенсивное семенное возобновление.

Анализ плотности ценопопуляций отдельных видов показал, что, хотя кустарниковый ярус 2 исследованных сообществ имеет 9 общих видов, у них в подлеске нет ни одного общего доминанта. В Приобском бору наибольшую плотность имеют ценопопуляции *Rosa majalis*, *Caragana arborescens* и *Ribes spicatum*. Эти же виды выделяются по плотности взрослых особей, т. е. образуют структурную основу

ТАБЛИЦА 5

Биоморфологическое разнообразие кустарников в сосновом лесу Горного Алтая

Виды	Встречаемость жизненных форм, %						
	ГГК	ЭГК	ГКО	С	КГК	АК	Д
Rhododendron dauricum	—	20.8	—	73.5	1.9	1.4	2.4
Rosa majalis	—	14.3	71.4	—	14.3	—	—
Rubus idaeus	—	—	100.0	—	—	—	—
Spiraea chamaedryfolia	76.5	8.3	—	—	14.4	—	0.8
Spiraea media	93.6	3.2	—	—	—	3.2	—
Viburnum opulus	22.9	10.4	—	60.4	6.3	—	—
Padus avium	—	25.0	—	—	75.0	—	—
Sorbus sibirica	—	—	—	—	20.0	20.0	60.0

Примечание. С — стланик, остальные обозначения те же, что и в табл. 4.

подлеска. В Горном Алтае наибольшая плотность ценопопуляции отмечена у *Spiraea chamaedryfolia*, *Rhododendron dauricum*, *Viburnum opulus* и *Rubus idaeus*. Ценопопуляция *Viburnum opulus* образована в основном вегетативным подростом, плотность взрослых особей невелика (табл. 3), поэтому доминантами кустарникового яруса выступают 3 вида: *Spiraea chamaedryfolia*, *Rhododendron dauricum* и *Rubus idaeus*, которые вообще не встречаются на Приобской пробной площади. Доминирование малины сближает исследуемое сообщество с крупнотравными фитоценозами черневых лесов, где малина также выступает в качестве доминанта (Тищенко, 2001).

Биоморфологический анализ кустарников в Приобском бору был проведен для 7 видов (табл. 4), в Горном Алтае — для 8 видов (табл. 5). Виды, встреченные на учетных площадках в небольшом обилии, не рассматривались из-за невозможности выявить у них полный набор жизненных форм.

Все изученные виды по типу биоморфы можно разделить на две группы. Первую группу составляют виды, у которых преобладают рыхлые, полицентрические биоморфы: гипогеогенно-геоксильный или эпигеогенно-геоксильный кустарник, геоксильный корнеотпрысковый кустарник или стланик. На первой пробной площади это *Rosa majalis*, *Ribes spicatum*, *Padus avium* и *Viburnum opulus*, на второй пробной площади — *Rhododendron dauricum*, *Viburnum opulus*, *Rosa majalis*, *Rubus idaeus*, *Spiraea chamaedryfolia* и *S. media*. Характерным биологическим свойством этой группы кустарников является вегетативная подвижность. Все они возобновляются преимущественно вегетативным путем. Различия жизненных форм связаны со способом вегетативного возобновления: посредством эпи-, гипогеогенных ксилоризомов либо корневых отпрысков (табл. 4 и 5).

Вторую группу составляют растения, у которых преобладают компактные, моноцентрические биоморфы в виде компактного геоксильного кустарника, аэроксильного кустарника или деревца. К ним относятся *Caragana arborescens*, *Salix caprea* и *Sorbus sibirica* в Приобском бору; *Padus avium* и *Sorbus sibirica* в сосновом лесу Горного Алтая. Эти кустарники возобновляются преимущественно семенным путем. Вегетативная подвижность у них слабо выражена.

Следует отметить, что в обоих изученных сообществах сосновых лесов преобладают виды первой группы, но если в Приобском бору они составляют 57 % от общего числа видов (4 из 7), то в Горном Алтае — 75 % (6 из 8). Возрастание доли видов с полицентрическими биоморфами в сосновом лесу Горного Алтая связано с мощным развитием травяного яруса, преодолеть конкуренцию которого могут только виды, возобновляющиеся вегетативно. Интересно, что биоморфологические спектры черемухи в двух исследованных сообществах существенно различаются: на первой пробной площади преобладает полицентрическая биоморфа эпигеогенно-геоксильного кустарника, т. е. вид возобновляется посредством эпигеогенных ксилоризомов; на второй — 75 % особей черемухи имеют жизненную форму компактного геоксильного кустарника, вегетативная подвижность вида выражена гораздо слабее.

Наиболее полиморфными видами в Приобье являются *Rosa majalis* и *Caragana arborescens* (по 5 жизненных форм), в Горном Алтае — *Rhododendron dauricum* (5 жизненных форм), *Spiraea chamaedryfolia* и *Viburnum opulus* (по 4 жизненных форм). Многообразие жизненных форм у этих видов связано с тем, что всем им свойственна вегетативная подвижность, причем, как правило, образуются ксилоризомы двух типов: как гипо-, так и эпигеогенные, а у шиповника — и корневые отпрыски. В то же время часть взрослых особей в ценопопуляции имеет моноцентрические биоморфы и вегетативно неподвижна. Полиморфизм позволяет видам подлеска наиболее полно использовать все имеющиеся экологические ниши. Так, рододендрон и калина в окнах древесного полога представлены довольно крупными кустами 2—3.5 м выс., нормально цветут и плодоносят, а под пологом древостоя эти виды существуют внутри травяного яруса в виде стланика. Побеги рододендрона, особенно разрастаясь на полуразложившихся пнях и валеже, образуют практически одновидовые «куртины», удерживающие за собой эти участки фитоценоза.

Таким образом, биоморфологические особенности, характерные для видов подлеска черневых лесов Салаира (морфологический полиморфизм и вегетативная подвижность за счет образования ксилоризомов либо корневых отпрысков), присущи и кустарникам сосновых лесов. Это общие для лесных кустарников морфологические адаптации, проявляющиеся независимо от доминанта древесного яруса. Специфической особенностью биоморфологии кустарников сосновых лесов, в отличие от черневых, является образование у ряда видов гипогеогенных ксилоризомов и довольно широкое распространение жизненной формы гипогеогенно-геоксильного кустарника, которая не отмечалась в черневых лесах. По-видимому, это можно объяснить различием в механическом составе почв. В сосновых лесах почвы более легкие и рыхлые, поэтому некоторые виды, такие как *Caragana arborescens*, имея широкое распространение в черневых лесах Салаира, никогда не образует там гипогеогенных ксилоризомов, в то время как в сосновых лесах предгорий Салаира у *Caragana arborescens* преобладает жизненная форма гипогеогенно-геоксильного кустарника (Ревякина, 1991), отмечается она и в Приобском бору.

Ценопопуляционный анализ — один из методов выяснения состояния вида в ценозе и механизмов его устойчивости. Существенной характеристикой, отражающей способность ценопопуляции к самоподдержанию, является ее возрастная структура.

На модельном участке леса в Приобском бору изучена возрастная структура ценопопуляций 8 видов (рис. 1), в Горном Алтае — 10 видов (рис. 2). Размеры пробных площадей оказались недостаточными для выявления популяционной структуры *Acer negundo*, *Malus baccata*, *Cotoneaster melanocarpus* и *Sambucus sibirica* из-за их низкой плотности.

По характеру возрастных спектров все ценопопуляции, согласно классификации Т. А. Работнова (1950) с дополнениями А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), можно разделить на 4 группы. Первая группа — молодые нормальные полночленные. Сюда относятся ценопопуляции *Caragana arborescens* в Приобье (рис. 1, *А*), *Rhododendron dauricum* (рис. 2, *А*), *Spiraea chamaedryfolia* (рис. 2, *Б*) и *S. media* (рис. 2, *В*) в Горном Алтае. Структура ценопопуляций этих видов несколько различна. Основной максимум в спектре у *Caragana arborescens* и *Rhododendron dauricum* приходится на ювенильное возрастное состояние, дополнительный максимум — на средневозрастное генеративное состояние, а у *Caragana arborescens* еще и на субсенильное. Характер спектров свидетельствует об интенсивном возобновлении этих видов семенным (*Caragana arborescens*) либо вегетативным (*Rhododendron dauricum*) путем, прохождении полного онтогенеза и устойчивом положении ценопопуляций в исследованных фитоценозах. Смещение основного максимума в спектре на имматурное (у *Spiraea media*) или виргинильное (*S. chamaedryfolia*) возрастные состояния говорит о задержке онтогенеза у этих светолюбивых видов под пологом леса на соответствующей стадии прегенеративного развития. Тем не менее по полночленности спектра можно судить о том, что в данных фитоценотических условиях виды спиреи успешно возобновляются вегетативным путем и проходят полный онтогенез.

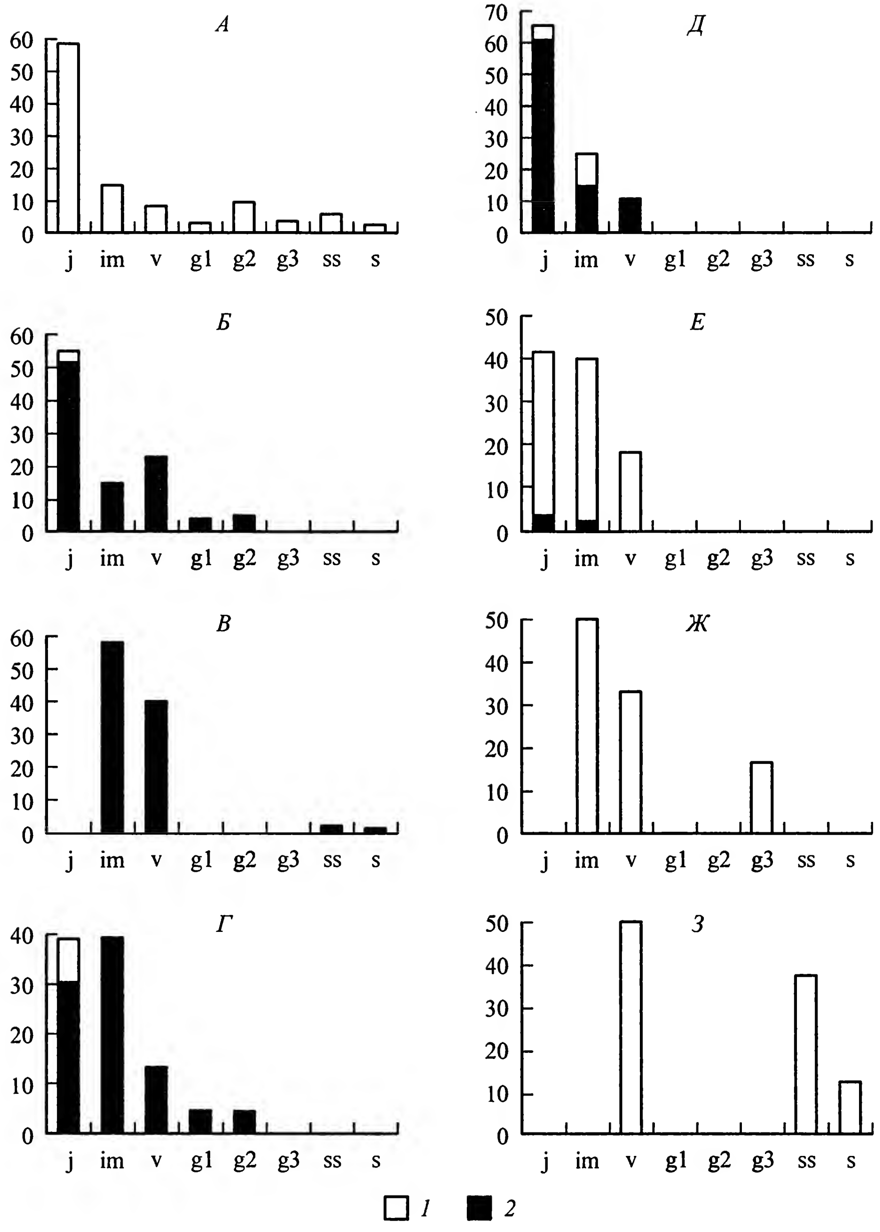


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций кустарников в Приобском бору.

А — *Caragana arborescens*, *Б* — *Ribes spicatum*, *В* — *Rosa majalis*, *Г* — *Viburnum opulus*, *Д* — *Padus avium*, *Е* — *Sorbus sibirica*, *Ж* — *Crataegus sanguinea*, *З* — *Salix caprea*. На оси абсцисс — возрастные состояния: j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g1 — молодое генеративное, g2 — средневозрастное генеративное, g3 — старое генеративное, ss — субсенильное, s — сенильное. На оси ординат — доля участия возрастных групп, %. *1* — семенное возобновление, *2* — вегетативное возобновление.

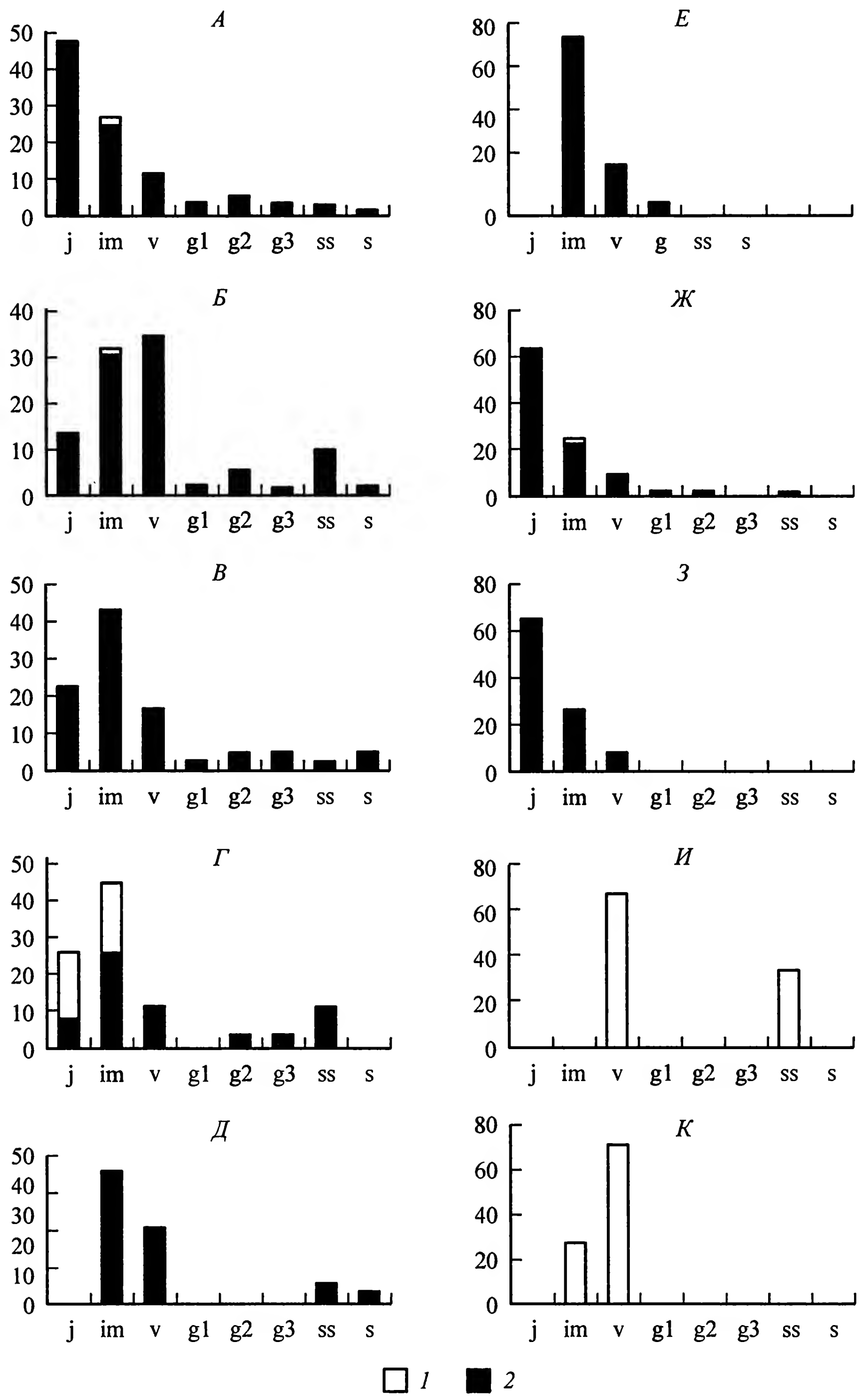


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций кустарников в сосновом лесу Горного Алтая.

А — *Rhododendron dauricum*, *Б* — *Spiraea chamaedryfolia*, *В* — *Spiraea media*, *Г* — *Padus avium*, *Д* — *Rosa majalis*, *Е* — *Rubus idaeus*, *Ж* — *Viburnum opulus*, *З* — *Ribes spicatum*, *И* — *Crataegus sanguinea*, *К* — *Sorbus sibirica*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Вторая группа — молодые нормальные неполночленные. В эту группу входят ценопопуляции *Rosa majalis* (рис. 1, *В*; 2, *Д*), *Viburnum opulus* (рис. 1, *Г*; 2, *Ж*) на обеих пробных площадях, *Ribes spicatum* в Приобье (рис. 1, *Б*), *Padus avium* (рис. 2, *Г*) и *Rubus idaeus* (рис. 2, *Е*) в Горном Алтае. В группе можно выделить две подгруппы: 1) ценопопуляции, в которых выпадает одно или несколько возрастных состояний, но представлены все возрастные периоды — *Padus avium* и *Viburnum opulus* в Горном Алтае; 2) ценопопуляции, в которых выпадают целые возрастные периоды — *Rosa majalis* на обеих пробных площадях; *Ribes spicatum* и *Viburnum opulus* в Приобье, *Rubus idaeus* в Горном Алтае. Отсутствие в ценопопуляциях молодых генеративных и сенильных особей у черемухи, старых генеративных и сенильных у калины, вероятнее всего, объясняется недостаточными размерами пробной площади, поскольку плотность генеративных особей обоих видов невысока, а сенильные экземпляры у кустарников вообще встречаются довольно редко. Поэтому ценопопуляции этих видов несущественно отличаются от ценопопуляций первой группы и характеризуются устойчивостью, стабильным пополнением преимущественно вегетативным (калина) или смешанным путем (черемуха). У черемухи за счет ее большего светолюбия по сравнению с калиной (Хлонов, 2003), так же как у видов таволги, происходит задержка развития и соответственно основной максимум в спектре приходится на имматурную стадию.

Выпадение целых возрастных периодов могут вызывать разные причины. Оно может быть связано с молодостью ценопопуляции, когда за время ее существования элементы ценопопуляции в своем онтогенетическом развитии не успели дойти до конечных стадий. Такая картина наблюдается у *Ribes spicatum* и *Viburnum opulus* в Приобье. Возрастные спектры отражают стабильное пополнение ценопопуляций смешанным путем, наличие молодых и средневозрастных генеративных особей, но более старые элементы ценопопуляции отсутствуют. Другой причиной выпадения целого возрастного периода может быть несоответствие эколого-ценотических условий местообитания экологическим требованиям вида. Это наблюдается в ценопопуляциях *Rosa majalis*. В литературе (Хлонов, 1979, 2003; Коропачинский, 1983) *R. majalis* характеризуется как теневыносливый вид, тем не менее в изученных фитоценозах под пологом соснового леса у нее полностью отсутствовали генеративные особи. Обе ценопопуляции имели очень сходную возрастную структуру и были представлены парциальными образованиями прегенеративного и постгенеративного периодов. При этом плотность ценопопуляции шиповника в Приобском бору была самой высокой среди видов подлеска (табл. 2). Очевидно, что под пологом среднесомкнутых сосновых лесов онтогенез шиповника идет с выпадением генеративного периода, тем не менее ценопопуляции этого вида представляют собой достаточно устойчивую систему и способны к самоподдержанию вегетативным путем.

Отсутствие в спектрах шиповника ювенильной группы обусловлено биологией вида. Исследование онтогенеза *Rosa majalis* проводилось в основном в культуре (Лучник, 1988; Васильева, 2002). Однако основные диагностические признаки возрастных состояний и ход онтогенезе на начальных этапах в природе и культуре совпадают. Ювенильное возрастное состояние, для которого характерны тройчатые листья (Васильева, 2002), проходят только семенные особи шиповника. В исследованных ценопопуляциях все экземпляры шиповника имели вегетативное происхождение. В литературе также отмечается абсолютное преобладание этого способа возобновления в связи с низкой выполненностью и трудностью прорастания семян у *R. majalis* (Бессчетнова, 1975; Николаева и др., 1985; Васильева, 1999, 2002). У растений вегетативного происхождения начальным возрастным состоянием является имматурное, для которого характерны непарноперистосложные 5—7-листочковые листья. В группу имматурных мы относили однолетние неветвящиеся побеги, а в группу виргинильных — парциальные кусты второго года и старше, содержащие, как правило, 1 ветвящийся главный побег без признаков отмирания кроны и 0—2 побега возобновления, возникающих из почек зоны кущения на подземной части главного побега. Иногда побеги возобновления формировались на ксилоподиях — подземных одревесневших стеблях, описанных у шиповников И. Г. Серебряковым (1962). Наиболее часто оси возобновления возникали на придаточных корнях как корневые отпрыски. В любом случае продолжительность жизни главной оси и осей возобновления в исследованных ценопопуляциях не превышала 3—4 лет, после чего они отмирали и заменялись новыми такими же короткоживущими побегами возобновления. Все обследованные экземпляры шиповника имели низкую жизненность: высота их не превышала 0.5 м, диаметр у основания побега 1.5—3 мм, признаков цветения или плодоношения ни у одного из них отмечено не было. При отсутствии семенного возобновления корневые отпрыски выполняют функцию воспроизводства и обеспечивают захват территории. Развиваясь внутри травостоя, недолговечные побеги шиповника не играют какой-либо фитоценотической роли в исследованных сообществах, несмотря на доминирование этого вида по плотности в Приобском бору. Шиповник в сосновых лесах выступает фитоценотическим патиентом, сохраняясь на низком уровне жизненности под пологом и разрастаясь при улучшении условий освещения на опушках, вырубках, полянах.

Возрастной спектр *Rubus idaeus* также довольно специфичен. В нем не представлена ювенильная возрастная группа, что объясняется, как и у *Rosa majalis*, тем, что при вегетативном возобновлении малины (а это единственный способ самоподдержания ценопопуляции вида в исследованном сообществе) онтогенез начинается с имматурного возрастного состояния (Давлетшина, Уланова, 1997). Парциальные образования постгенеративного возрастного периода также не отмечены. Для субсенильного и сенильного возрастных состояний малины характерно образование мощных старых ксилоподиев, на которых наряду с пеньками от отмерших осей имеются вегетативные побеги возобновления (Соколова, Мастинская, 1972; Давлетшина, Уланова, 1997). Такие экземпляры в исследованной ценопопуляции отсутствовали. Очевидно, как и в обследованных ранее черневых лесах Салаирского кряжа (Тищенко, 2001), в сосновых лесах парциальные образования малины недолговечны и сразу отмирают после двух-трех лет плодоношения, не имея постгенеративной стадии развития. В отличие от черневых лесов, где генеративная функция у малины полностью подавлена, а парциальные образования отличаются очень низкой жизненностью, развиваясь внутри травостоя, в сосновом лесу малина способна цвети и плодоносить. Правда, доля генеративной группы невелика. Мы не подразделяли ее на возрастные состояния в связи с тем, что четких диагностических признаков для выделения молодого, средневозрастного и старого генеративных состояний у малины под пологом леса выделить не удалось. Структура генеративного парциального куста малины однотипна: он содержит один двулетний генеративный побег 1—1.5 м выс. и 1—2 вегетативных однолетних побега возобновления. По интенсивности цветения и плодоношения все генеративные парциальные кусты тоже примерно одинаковы. Таким образом, хотя плотность ценопопуляции малины в сосновом лесу более низкая, чем в черневом, жизнеспособность ее парциальных образований выше — они проходят в своем развитии генеративный период, но единственным способом самоподдержания малины и здесь является корнеотпрысковость.

Третья группа ценопопуляций — инвазионные. В эту группу вошли 3 ценопопуляции: *Padus avium* (рис. 1, *Д*), *Sorbus sibirica* (рис. 1, *Е*) в Приобском бору и *Ribes spicatum* в Горном Алтае (рис. 2, *З*). Для возрастных спектров этих ценопопуляций характерно присутствие особей и парциальных образований только прегенеративного периода. Такая структура ценопопуляций свидетельствует о том, что виды находятся в процессе вселения и пока еще не завершают в данном ценозе полного цикла своего развития (Рысин, Казанцева, 1975). По определению Т. А. Работнова (1950), инвазионная ценопопуляция не способна к самоподдержанию и, следовательно, зависима от заноса зачатков извне. В случае *P. avium* и *S. sibirica*, в ценопопуляциях которых имеется семенной подрост, занос семян осуществляется птицами с нарушенных участков фитоценоза: дорог, просек, где встречаются плодоносящие особи рябины и черемухи. В дальнейшем под пологом леса семенные особи этих видов, уже начиная с ювенильного возрастного состояния, способны к вегетативному возобновлению за счет образования эпигеогенных ксилоризомов. Особенно интенсивно этот процесс идет у черемухи. Поэтому нельзя сказать, что исследованные ценопопуляции не способны к самоподдержанию, просто самые взрослые экземпляры на данный момент достигли только виргинильного возрастного состояния. Имеет значение и то, что под пологом леса как рябина, так и черемуха могут неопределенно долго находиться в виргинильном возрастном состоянии и только при улучшении условий освещения переходят в генеративный период.

Что касается *R. spicatum* в Горном Алтае, то семенного подроста у этого вида обнаружено не было, т. е. в данный момент заноса семенных зачатков не происходит. Вероятно, этот занос произошел какое-то время назад и семенные особи уже достигли виргинильного возрастного состояния, когда определить происхождение кустов практически невозможно. На данном этапе развития ценопопуляции происходят увеличение ее численности и расширение занятой территории за счет вегетативной подвижности — образования эпигеогенных ксилоризомов и постоянного пополнения ценопопуляции вегетативным подростом. Таким образом, инвазионные ценопопуляции кустарников в исследованных сообществах являются молодыми, не завершившими полного цикла своего развития, но они способны к самоподдержанию вегетативным путем и поэтому занимают устойчивые позиции в сосновых лесах.

Четвертую группу составляют ценопопуляции, которые нельзя отнести ни к одному из типов в классификации Т. А. Работнова (1950) и Л. П. Рысина, Т. Н. Казанцевой (1975). Возрастные спектры их представлены всего двумя—тремя возрастными группами из одного или разных возрастных периодов. Они неполночленные как в генеративной, так и в прегенеративной части. Это *Crataegus sanguinea* на обеих пробных площадях (рис. 1, *Ж*; 2, *И*), *Salix caprea* в Приобском бору (рис. 1, *З*) и *Sorbus sibirica* в Горном Алтае (рис. 2, *К*). Их отличительными чертами являются низкая плотность (табл. 2 и 3) и отсутствие подроста вегетативного происхождения. Самоподдержание этих ценопопуляций происходит исключительно за счет семенного возобновления, причем неполночленность возрастных спектров в прегенеративной части говорит о том, что пополнение ценопопуляций семенным потомством происходит крайне нерегулярно. Причины этого могут быть различными. Так, например, проростки ивы козьей, как пионерного вида, обычно появляются на участках с нарушенным напочвенным покровом или не занятых растительностью: вырубках, выбросах почвы, валежинах, колеях, канавах и т. д. Поскольку пробная площадь была заложена на участке относительно малонарушенного леса, подобные местообитания там отсутствовали и ценопопуляция ивы козьей состояла исключительно из взрослых особей: виргинильных и старых, постгенеративных. Вегетативная подвижность у этого вида совершенно не выражена: у ивы козьей не только не образуется эпигеогенных ксилоризомов, но даже не происходит укоренение дочерних скелетных осей у кустовидных особей.

Неполночленность ценопопуляций у *Crataegus sanguinea* можно объяснить отсутствием способности к вегетативному возобновлению при слабом плодоношении под пологом леса и трудном прорастании семян в связи с недоразвитием зародыша (Лесная.., 1986). Поэтому пополнение ценопопуляции семенным потомством происходит лишь эпизодически в урожайные годы и плотность ценопопуляции низка.

Sorbus sibirica также размножается преимущественно семенами. В более благоприятных для рябины условиях черневого леса этот вид проявляет большую морфологическую пластичность (Тищенко, 1997, 1999, 2001). В сосновых же лесах рябина встречается значительно реже (Хлонов, 1979; Коропачинский, Встовская, 2002), имеет гораздо более низкую жизненность и плотность ценопопуляций. Численность рябины возрастает в производных насаждениях, возникающих в светлохвойных лесах на вырубках и гарях, а также возле дорог, просек, населенных пунктов (Смирнов, Смирнова, 1980; Клещева, 2003). Обе исследованные ценопопуляции рябины в сосновых лесах неполночленные и включают только особи прегенеративного периода. Но в Приобском бору наряду с семенным идет вегетативное возобновление рябины, что способствует повышению плотности ценопопуляции вида, для возрастного спектра характерна полночленность в прегенеративной части. На пробной площади в Горном Алтае отсутствуют ювенильные особи, т. е. наблюдаются перерывы в семенном возобновлении вида, вызванные, вероятно, высокой сомкнутостью травостоя и малочисленностью плодоносящих особей в окрестностях, откуда семена заносятся в исследуемый фитоценоз птицами. Исходя из данных Е. А. Клещевой (2003), неравномерность возобновления и низкая численность ценопопуляции рябины в Горном Алтае свидетельствуют о меньшей нарушенности этого фитоценоза по сравнению с Приобским бором.

Судя по возрастной структуре ценопопуляций видов четвертой группы, можно говорить о неустойчивом положении их в исследованных сообществах. Отсутствие вегетативной подвижности наряду с затруднением семенного размножения, обусловленным особенностями структуры семян либо ограниченностью подходящих для приживания проростков участков фитоценоза, определяют низкую плотность ценопопуляций видов и неполночленность возрастных спектров.

Сравнение популяционной структуры видов кустарникового яруса в равнинном бору Приобья и сосновом лесу Горного Алтая показывает, что в обоих этих фитоценозах встречаются все указанные 4 типа ценопопуляций, причем в Горном Алтае примерно в 2.5 раза больше доля нормальных полночленных ценопопуляций и в 2.5 раза меньше доля инвазионных. Это говорит о том, что под пологом горного соснового леса большая по сравнению с равнинным часть видов подлеска проходит полный онтогенез. Доля ценопопуляций, где самоподдержание осуществляется исключительно вегетативным путем, в Горном Алтае составляет 60 %, в Приобском бору — 12.5 %; смешанным путем возобновление идет в 20 % ценопопуляций в Горном Алтае и в 50 % в Приобье; исключительно семенным путем пополняются соответственно 20 и 37.5 % ценопопуляций. Таким образом, основным способом самоподдержания ценопопуляций кустарников в сосновом лесу Горного Алтая является вегетативное возобновление, в Приобском бору — смешанное. Сравнение возрастных спектров ценопопуляций общих видов показывает их значительное сходство. Отличия заключаются в различном соотношении семенного и вегетативного подроста. Как правило, доля семенного подроста выше в Приобье, исключение составляют *Padus avium* и *Sorbus sibirica*. У некоторых видов (*Padus avium*, *Ribes spicatum*) ценопопуляции относятся к разным типам (на одной пробной площади — к инвазионному, на другой — к нормальному), но это свидетельствует только о том, что они находятся на разных этапах развития.

Выводы

1. В подлеске Приобского бора отмечено 11 видов, в сосновом лесу Горного Алтая — 14 видов, из них 9 видов общие для двух исследованных сообществ. Таким образом, флора подлеска горного соснового леса более специфична (36 % специфических видов), чем равнинного (18 %).

2. Имея 9 общих видов в подлеске, два исследованных сообщества не имеют ни одного общего доминанта в этом ярусе. В Приобском бору структурную основу подлеска составляют характерные для сосновых лесов виды — *Caragana arborescens*, *Rosa majalis* и *Ribes spicatum*. Доминантами кустарникового яруса в горном сосновом лесу выступают *Spiraea chamaedryfolia*, *Rhododendron dauricum* и *Rubus idaeus*, которые вообще не встречаются на Приобской пробной площади. Доминирование малины сближает это сообщество с крупнотравными фитоценозами черневых лесов.

3. Исследованные горный и равнинный участки соснового леса практически не различаются по общей плотности подлеска (10.5 тыс. и 10.4 тыс. шт/га соответственно) и плотности подроста (7.0 тыс. и 7.1 тыс. шт/га), но существенно различаются по соотношению семенного и вегетативного подроста. Если в Приобском бору семенное и вегетативное потомство имеет примерно одинаковую плотность, то в Горном Алтае плотность семенного подроста ничтожна, возобновление видов подлеска происходит преимущественно вегетативным путем. Основным фактором, препятствующим семенному возобновлению кустарников, является хорошо развитый травяной ярус.

4. У кустарников в сосновых лесах выявлены те же биоморфологические особенности, что и в черневых: морфологический полиморфизм и вегетативная подвижность за счет образования эпигеогенных ксилоризомов либо корневых отпрысков. Специфической особенностью биоморфологии кустарников сосновых лесов является образование у ряда видов гипогеогенных ксилоризомов и широкое распространение жизненной формы гипогеогенно-геоксильного кустарника, которая не встречалась в черневых лесах. В двух изученных сообществах преобладают кустарники с полицентрическим типом биоморф, но в Приобском бору они составляют 57 % от общего числа видов подлеска, а в сосновом лесу Горного Алтая — 75 %.

5. Исследованные ценопопуляции кустарников сосновых лесов по возрастной структуре можно разделить на 4 группы: молодые нормальные полночленные, молодые нормальные неполночленные, инвазионные и ценопопуляции, представленные всего двумя—тремя возрастными группами.

6. Большинство видов подлеска занимает устойчивое положение в сообществах равнинных и горных сосновых лесов, при этом ценопопуляции их могут быть нормальными полночленными или неполночленными, а также инвазионными. Устойчивость ценопопуляций у разных видов может обеспечиваться высокой вегетативной подвижностью (в том числе на стадии подроста), смешанным возобновлением и редко исключительно семенным возобновлением. Преобладающим способом самоподдержания ценопопуляций кустарников в сосновом лесу Горного Алтая является вегетативное возобновление, в Приобском бору — смешанное.

7. Неустойчивое положение в подлеске сосновых лесов занимают вегетативно неподвижные виды, семенное возобновление которых происходит нерегулярно из-за трудностей прорастания семян или отсутствия условий для приживания проростков.

8. Популяционная структура видов кустарникового яруса в сосновых лесах тесно связана со структурой и проективным покрытием травостоя. В сообществах с разреженным травяным ярусом самоподдержание ценопопуляций может осуществляться путем семенного, вегетативного либо смешанного возобновления. В фитоценозах с сомкнутым травяным ярусом абсолютно преобладает вегетативное возобновление видов подлеска.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бессчетнова М. В. Розы. Алма-Ата, 1975. 201 с.

Буланая М. В. Онтоморфогенез черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) // Экологические и популяционно-генетические исследования растений. Саратов, 1985. С. 98—105.

Васильева О. Ю. Интродукция роз в Западной Сибири. Новосибирск, 1999. 184 с.

Васильева О. Ю. Биологические особенности видов рода *Rosa* L., интродуцируемых в качестве подвоев в Западной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2002. 32 с.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 364 с.

Давлетшина Г. Т., Уланова Н. Г. Онтогенез малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 48—54.

Жукова Л. А. Популяционно-онтогенетическое направление в России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 17—24.

Истомина И. И., Богомолова Н. Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68—78.

Клещева Е. А. Оценка состояния Приобских и Присалаирских сосновых лесов Новосибирской области с помощью эколого-флористических показателей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 17 с.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 383 с.

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 708 с.

Лащинский Н. Н., Ревякина М. П. Онтогенез караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаире // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 125—136.

Лесная энциклопедия / Под ред. Г. И. Воробьева и др. М., 1986. Т. 2. 632 с.

Лучник З. И. Декоративная долговечность кустарников в культуре. Новосибирск, 1988. 102 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 346 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Сер. 3. Л., 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Ревякина М. П. Стратегия жизни караганы древовидной на Салаире // Лащинский Н. Н. мл., Ревякина М. П., Волкова Л. В. Стратегия жизни видов растений в разнообразии растительного покрова. Новосибирск, 1991. С. 15—35.

Рысин Л. П., Казанцева Т. Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 199—209.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.

Смирнов А. В., Смирнова М. В. Динамика рябины в производных лесных формациях Прибайкалья // Рациональное использование и восстановление лесных ресурсов Ангаро-Енисейского района. Красноярск, 1980. С. 28—30.

Соколова Н. П., Мастинская Р. А. Особенности структуры вегетативных органов малины и ежевики в связи с положением их в биологическом ряду кустарников // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 180. Ч. 2. С. 229—234.

Тищенко М. П. Онтогенез и жизненные формы рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.) на Салаире // Флора и растительность Алтая. Тр. Юж.-сиб. бот. сада. Барнаул, 1997. Т. 3. Вып. 2. С. 68—76.

Тищенко М. П. Ценотическая стратегия жизни рябины сибирской на Салаире // Krylovia. Сиб. бот. журн. 1999. Т. 1. № 1. С. 41—48.

Тищенко М. П. Онтогенез и жизненные формы смородины темно-пурпуровой на Салаире // Флора и растительность Алтая. Тр. Юж.-сиб. бот. сада. Барнаул, 2000. Т. 5. Вып. 1. С. 59—66.

Тищенко М. П. Биоморфология и популяционная структура кустарников черневых лесов Салаирского кряжа // Krylovia. Сиб. бот. журн. 2001. Т. 3. № 1. С. 90—103.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119—134.

Флора Сибири / Под ред. Л. И. Малышева и др. Новосибирск, 2003. Т. 14. 188 с.

Хлонов Ю. П. Деревья и кустарники юго-восточной части Западной Сибири. Новосибирск, 1979. 127 с.

Хлонов Ю. П. Атлас деревьев и кустарников Западной Сибири. Новосибирск, 2003. 118 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 217 с.

Tishchenko M. P. Pecularities of shrub layer formation in tall-forb forests // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, 2001. Vol. 4. Part 1. P. 129—131.

SUMMARY

The species composition and density of shrub layer, biomorphological specificity of shrubs have been studied in two model areas of pine forests: in the Ob River area and in Altai Mountains. A considerable similarity of species composition, and yet the absence of common dominants in shrub layers were noted. Both investigated communities showed similarity in total density of shrub layer and density of adult plants, but differed in the ratio of seed and vegetative renewal. The biomorphological adaptations of shrubs were revealed. They were morphological polymorphism and vegetative mobility. Two groups of species were recognized: with polycentric and monocentric types of biomorphs. In both communities species of the first group prevailed they being vegetatively mobile, but in the Ob River area they comprise 57 % of the total number of shrub species, and in pine forest of Altai Mountains 75 %. The increase of the share of species with policentric biomorphs in the latter community is connected with high projective cover of herb layer, which is the main factor preventing seed reproduction of shrubs in forest communities. Different types of coenopopulations were recognized. It was noted that most species of shrub layer hold stable position in studied communities. It was shown that stability of coenopopulations can be ensured by vegetative reproduction, mixed reproduction or rarely by seed reproduction. Vegetative immobile species which reproduced by seeds very irregularly hold unstable position in shrub layer of pine forests. It was determined that population structure of shrub species in pine forests is closely connected with the structure and projective cover of the herb layer.

УДК 582 ББК 28.59 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 9

© **Н. М. Сайфуллина,[1] С. М. Ямалов[2]**

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЗАБРОШЕННЫХ ДЕРЕВЕНЬ ГОРНО-ЛЕСНОГО ПОЯСА ЮЖНОГО УРАЛА (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

N. M. SAIFULLINA, S. M. YAMALOV. ANALYSIS OF FLORA OF ABANDONED VILLAGES IN THE SOUTH URAL FOREST MOUNTAIN ZONE (BASHKORTOSTAN REPUBLIC)

[1] ФГУ «Государственный природный заповедник» «Шульган-Таш»
453585 Республика Башкортостан, Бурзянский район, с. Иргизлы, ул. Заповедная, 14
Факс (34755) 3-37-21
E-mail: nauka@bashnet.ru
[2] Башкирский государственный университет
450074 Республика Башкортостан, Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: geobotanika@rambler.ru
Поступила в редакцию 09.03.2006
Окончательный вариант получен 28.11.2006

Представлен анализ флоры территории заброшенных сельских населенных пунктов горно-лесного пояса Южного Урала (Республика Башкортостан). Показано, что за прошедшие 84 года изменения во флоре незначительны, так как в ее составе длительное время сохраняются виды луговых и рудеральных сообществ. Процесс вхождения во флору видов естественной зональной растительности (широколиственных лесов) протекает крайне медленно.

Ключевые слова: постселитебные территории, адвентивные виды, фитосоциологический спектр.

В горно-лесном поясе Южного Урала (Республика Башкортостан) в период с 1918 по 1988 г. было заброшено множество мелких населенных пунктов. Причинами этого были голод, разруха послевоенных лет и в особенности программа ликвидации «неперспективных деревень», сократившая число населенных пунктов на 43 % (Асфандияров, 1990; Ягудин, 2000). Бóльшая часть постселитебных территорий, размер которых был невелик (0.04—2 км^2), в дальнейшем использовалась для выпаса и сенокошения. Меньшая их часть, расположенная на территории национального парка «Башкирия» и Государственного природного заповедника «Шульган-Таш», была полностью заброшена. В них происходит естественный процесс восстановления флоры и растительности.

Исследования проводились в зоне широколиственных лесов (западный макросклон Южного Урала) на территории нескольких административных районов Республики Башкортостан. Климат района исследований умеренно холодный. Сумма активных температур за период вегетации составляет 1500—1800 °С. Средняя годовая температура +1.2 °С, максимальная +31.0 °С, минимальная –41.5 °С, самая низкая температура, отмеченная в заповеднике, –51 °С (Агроклиматические.., 1976). Продолжительность периода активной вегетации 106—110 дней. Безморозный период в среднем 90—100 дней. Среднее годовое количество осадков достигает 600—700 мм.

Рельеф хребтово-увалистый, расчлененный глубоко врезанными речными долинами. Район характеризуется преобладанием палеозойских и верхнерифейских пород (Физико-географическое.., 1964). Гидрографическая сеть хорошо развита, самые крупные водотоки — реки Белая и Нугуш. Почвенный покров мозаичен, преобладают горно-лесные серые почвы, залегающие на песчаниках, кварцитах и сланцах (Мукатанов, 2002).

Целью настоящей работы был анализ флоры постселитебных территорий. Несмотря на то что флора и растительность населенных пунктов имеет длительную историю изучения, данные о восстановительных сукцессиях при забрасывании поселений фрагментарны (Ишбирдин и др., 1988; Максимова, 1993).

Для характеристики процесса становления флоры нами были выделены сукцессионные варианты флор, соответствующие стадиям становления флоры и растительности заброшенных селений с возрастными интервалами до 30 лет (15—30 лет), от 31 до 45 лет, свыше 45 лет (46—84). При этом ставилась задача выявления закономерностей изменений флоры в ходе восстановительной сукцессии растительности. Поскольку в последние 15 лет процесс забрасывания деревень прекратился, в нашем распоряжении нет данных о первых стадиях становления флоры, когда эти процессы протекают наиболее интенсивно.

Материал и методика

Материал для данной работы собирался в течение двух полевых сезонов 2000—2002 гг. в горно-лесном поясе Южного Урала на территории 33 заброшенных (в период с 1918 по 1988 г.) и 2 жилых деревень. Местоположение постселитебных территорий определялось по старым топографическим картам и опросным данным, их границы — по характеру растительности, микрорельефу на местах бывших строений. Часть материала собрана на особо охраняемых природных территориях — в заповеднике «Шульган-Таш» и национальном парке «Башкирия».

При инвентаризации флоры использовался метод маршрутных исследований. Названия видов уточнялись по сводке С. К. Черепанова (1995). После выявления флоры изучаемых постселитебных территорий был проведен ее анализ. Как уже отмечалось, в составе флоры мы выделили 3 сукцессионных варианта флор, соответствующие флорам заброшенных деревень разного возраста.

Количественные характеристики флоры подсчитаны по общепринятым методикам. При анализе жизненных форм была использована классификация К. Раункиера.

Основными источниками информации при выявлении адвентивных и синантропных видов явились обзорные работы В. В. Туганаева и А. Н. Пузырева (1988), О. В. Бакина с соавт. (2000), А. Я. Григорьевской с соавт. (2004).

Результаты и их обсуждение

Систематический анализ. Флора территорий заброшенных селений горно-лесного пояса Башкортостана, выявленная в процессе инвентаризации, представлена 368 видами, относящимися к 209 родам и 52 семействам сосудистых растений. Из них аборигенную фракцию образуют 292 вида (79.3 %), адвентивную — 76 (20.7 %). *Pteridophyta* представлены 1 видом, *Equisetophyta* — 4, *Gymnospermae* — 3 видами. Основу флоры составляют *Angiospermae*: к цветковым растениям относятся 360 видов, из них однодольными являются 42 (6 семейств), двудольными — 318 видов (43 семейства). В табл. 1 представлен систематический состав ведущих семейств флоры.

Общее число видов в 10 ведущих семействах составляет 247, или 67.1 % от общей флоры территорий заброшенных деревень. В целом в число преобладающих семейств входят те же (за исключением одного — *Polygonaceae*), которые характерны и для всей территории Башкортостана (Миркин и др., 2004). Обращает на себя внимание высокое положение семейств *Lamiaceae* и *Polygonaceae* благодаря рудеральным, луговым, лугово-степным видам.

Сравнение 3 сукцессионных вариантов флор показывает, что 186 видов (50.5 % флоры) являются общими для всех 3 групп возраста. Доля участия видов таких обширных семейств, как *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Boraginaceae*, *Rubiaceae*, практически не различается. По мере увеличения возраста сукцессии значительно убывает число видов *Chenopodiaceae* (*Amaranthus retroflexus*, *Atriplex patula*, *Chenopodium hybridum* и др.), особенно характерных для нарушенных местообитаний, несколько снижается доля видов *Lamiaceae* и *Brassicaceae*. Незначительно возрастает представленность растений семейств *Poaceae*, *Scrophulariaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae* и *Campanulaceae*.

Таким образом, мы можем констатировать, что за изученный период (14—84 года) общее видовое богатство флоры и ее систематический состав претерпели весьма незначительные изменения.

Спектр жизненных форм. Среди биологических типов по К. Раункиеру преобладают гемикриптофиты (63.2 %) (табл. 2). Большая доля терофитов (17.4 %) указывает на заметную антропогенную нарушенность растительности. Обращает на себя внимание низкое участие во флоре фанерофитов — всего 6.3 %.

В процессе становления флор почти вдвое уменьшается доля терофитов, более чем в 2 раза возрастает представленность мезофанерофитов, незначительно увеличивается доля гемикриптофитов, которые остаются преобладающей группой во

ТАБЛИЦА 1

Систематический состав ведущих семейств флоры

Семейство	Вся флора		Сукцессионные варианты флор					
			до 30 лет		31—45 лет		свыше 45 лет	
	Число		Число		Число		Число	
	видов	родов	видов	родов	видов	родов	видов	родов
Asteraceae	59/16.0	37/17.6	41/15.5	29/17.9	52/18.1	35/19.8	43/16.2	28/17.4
Poaceae	29/7.9	16/7.5	18/6.8	10/6.2	25/8.8	16/9.1	21/7.8	13/8.1
Rosaceae	26/7.1	12/5.7	21/7.7	11/6.8	20/6.9	10/5.6	22/8.3	11/6.9
Fabaceae	25/6.8	12/5.7	18/6.8	10/6.2	21/7.3	11/6.2	18/6.8	8/4.9
Scrophulariaceae	23/6.2	10/4.8	13/4.9	8/4.9	17/5.9	8/3.4	16/6.0	8/4.9
Lamiaceae	22/6.0	15/7.1	19/7.1	14/8.7	17/5.9	14/7.9	15/5.6	12/7.5
Caryophyllaceae	20/5.4	13/6.2	15/5.7	10/6.2	15/5.2	10/5.6	14/5.3	9/5.7
Apiaceae	15/4.1	13/6.2	13/4.9	12/7.5	14/4.9	12/6.7	14/5.3	12/7.5
Polygonaceae	14/3.8	6/2.9	12/4.6	6/3.7	10/3.5	5/2.8	10/3.7	5/3.1
Brassicaceae	14/3.8	11/5.3	11/4.2	9/5.5	11/3.9	9/5.1	9/3.4	8/5.0
Всего для 10 ведущих семейств	247/67.1	145/69.4	181/68.2	119/73.6	202/70.4	130/72.2	182/68.4	114/71.0

Примечание. Здесь и в табл. 3—5 в числителе дано абсолютное число видов и родов, в знаменателе — доля в %.

ТАБЛИЦА 2

Спектр жизненных форм

Жизненные формы	Вся флора		Сукцессионные варианты флор					
			до 30 лет		31—45 лет		свыше 45 лет	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Гемикриптофиты	233	63.2	167	63.5	200	68.7	184	70.1
Терофиты	64	17.4	53	20.1	43	14.8	31	11.4
Хамефиты	15	4.1	11	4.2	10	3.4	12	4.5
Геофиты	33	9.0	19	7.2	25	8.6	23	8.7
Микрофанерофиты	7	1.9	5	1.9	3	1.0	5	1.9
Мезофанерофиты	8	2.2	2	0.8	4	1.4	5	1.9
Нанофанерофиты	8	2.2	6	2.3	6	2.1	4	1.5
Всего	368	100	263	100	291	100	264	100

всех сукцессионных вариантах флор. В целом стабильно высокое участие во всех вариантах гемикриптофитов и геофитов показывает, что изменения биоморфологического состава в них протекают весьма медленно.

Фитосоциологический анализ. При составлении фитосоциологического спектра (табл. 3) нами использована система классов по «Продромусу растительных сообществ Республики Башкортостан» (Ямалов и др., 2004), так как на этом уровне фитосоциологическая связь видов наиболее очевидна и большинство видов может быть с достаточным основанием отнесено к числу центрированных (т. е. имеющих более высокое постоянство) в разных классах.

Из табл. 3 очевидно лидирующее положение в спектре флоры видов вторичных послелесных лугов класса Molinio-Arrhenatheretea (31.3 %). В равной пропорции представлены виды класса широколиственных лесов Querco-Fagetea и опушек класса Trifolio-Geranietea sanguinei (11.7 %). Доля степных видов класса Festuco-Brometea — 8.7 %, они приурочены в основном к склонам южной и западной экспозиций. Антропогенная нарушенность территории обусловила значительное участие видов синантропных классов Chenopodietea (10.6 %) и Artemisietea vulgaris (8.5 %).

Динамика фитосоциологического спектра изученных флор более информативна по сравнению с другими видами анализа флоры. С увеличением возраста сукцессии почти вдвое уменьшается представленность рудеральных видов класса Chenopodietea. Напротив, в 5 раз возрастает участие немногочисленных представителей класса Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae, в 2 раза — доля видов класса Querco-Fagetea. Возрастание представленности класса Querco-Fagetea позволяет говорить о намечающейся тенденции восстановления коренного варианта растительности — широколиственных лесов.

Незначительно снижается участие видов классов Artemisietea vulgaris (*Erigeron acris*, *Melilotus albus*, *Pastinaca sylvestris* и др.), Plantaginetea majoris (*Lepidotheca suaveolens*, *Poa annua*), характерных для вторичных местообитаний. Несколько возрастает доля видов классов Molinio-Arrhenatheretea и Festuco-Brometea — основы пастбищ и сенокосов, в которые было преобразовано большинство постселитебных территорий. Стабильны показатели участия видов классов Trifolio-Geranietea sanguinei (*Agrimonia asiatica*, *Galatella biflora*, *Nepeta pannonica*) и Galio-Urticetea (*Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum prescottii*, *Glechoma hederacea* и др.).

ТАБЛИЦА 3

Фитосоциологический спектр флоры

Класс растительности	Вся флора	Сукцессионные варианты флор		
		до 30 лет	31—45 лет	свыше 45 лет
	Число видов			
Molinio-Arrhenatheretea (вторичные послелесные луга)	115/31.3	88/33.5	97/33.4	93/35.7
Trifolio-Geranietea sanguinei (сообщества лесных опушек и редколесий)	43/11.7	33/12.5	37/12.8	32/12.1
Querco-Fagetea (широколиственные листопадные леса)	43/11.7	17/6.5	28/9.6	31/11.7
Chenopodietea (сообщества однолетников начальных сукцессий)	39/10.6	33/12.5	28/9.6	17/6.4
Festuco-Brometea (степи)	32/8.7	19/7.2	28/9.6	25/9.5
Artemisietea vulgaris (рудеральные сообщества высокорослых двулетников и многолетников)	31/8.5	29/11.0	27/9.3	26/9.8
Galio-Urticetea (естественные и антропогенные нитрофильные сообщества затененных мест и опушек)	17/4.6	15/5.7	13/4.6	15/5.7
Plantaginetea majoris (сообщества устойчивых к вытаптыванию мезофитов и гигрофитов)	9/2.4	9/3.4	8/2.7	7/2.7
Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae (гемибореальные мелколиственно-светлохвойные мезофильные травяные леса)	8/2.2	1/0.4	8/2.7	6/2.3
Прочие классы	31/8.3	19/7.3	17/5.7	12/4.7
Всего	368/100	263/100	291/100	264/100

Примечание. В таблицу включены только классы, виды которых вносят существенный вклад в изученную флору.

Анализ адвентивной флоры. В составе изученной флоры выявлено 64 адвентивных вида, относящихся к 53 родам и 21 семейству. Наибольшим их видовым разнообразием отличаются семейства *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae* и *Chenopodiaceae*. Среди адвентивных растений преобладают многолетние (*Artemisia absinthium*, *Carduus acanthoides*, *Cirsium setosum* и др.) и однолетние (*Atriplex patula*, *Cannabis ruderalis*, *Myosotis arvensis* и др.) травы. Это обусловлено пластичной стратегией травянистых растений за счет интенсивного семенного и (или) вегетативного размножения. В то же время значительная доля терофитов — 17.0 % (*Camelina microcarpa*, *Chenopodium album*, *Lepidotheca suaveolens* и др.) — указывает на сохраняющиеся нарушения местообитаний растительных сообществ в связи с хозяйственным использованием (выпас, вытаптывание, механизированное сенокошение).

С увеличением времени сукцессии растительности доля адвентивных видов, тяготеющих к нарушенным местообитаниям, снижается на 41.8 %. Сравнение систематического состава флоры показывает, что четкая тенденция снижения числа адвентивных видов характерна, прежде всего, для семейств *Chenopodiaceae* (в 6 раз) и *Lamiaceae* (в 3 раза); незначительно уменьшается доля представителей семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae* и *Fabaceae*.

ТАБЛИЦА 4

Структура адвентивного компонента флоры

Группы видов	Вся флора	Сукцессионные варианты флор		
		до 30 лет	31–45 лет	свыше 45 лет
	Число видов			
По времени иммиграции				
Археофиты	26/40.6	24/43.7	19/44.2	13/40.6
Гемикенофиты	17/26.6	13/23.6	11/25.6	10/31.3
Эукенофиты	21/32.8	18/32.7	13/30.2	9/28.1
По способу иммиграции				
Ксенофиты	57/89.1	49/89.1	40/93.0	30/93.7
Эргазиофиты	7/10.9	6/10.9	3/7.0	2/6.3
По степени натурализации				
Эпекофиты	47/73.4	40/72.8	34/79.1	24/75.0
Эфемерофиты	6/9.4	6/10.9	2/4.6	1/3.1
Агриофиты	9/14.1	7/12.7	7/16.3	7/21.9
Колонофиты	2/3.1	2/3.6	0/0	0/0

Анализ изменения адвентивной флоры показал, что представленность археофитов (*Capsella bursa-pastoris*, *Conium maculatum*, *Polygonum arenastrum* и др.) максимальна (40.6 %), доля эукенофитов (*Carduus thoermeri*, *Collomia linearis*, *Teloxys aristata* и др.) составляет 32.8 %, участие гемикенофитов (*Bunias orientalis*, *Nepeta cataria*, *Saponaria officinalis* и др.) несколько ниже — 26.6 % (табл. 4).

Среди адвентов превалируют непреднамеренно занесенные виды (89.1 %), такие как *Cichorium intybus*, *Cynoglossum officinale*, *Leonurus quinquelobatus* и др. Доля эргазиофитов составляет 10.9 % (*Caragana arborescens*, *Medicago sativa*, *Saponaria officinalis*).

Самую активную роль в формировании адвентивной флоры играют эвритопные, экологически пластичные эпекофиты (73.4 %) — виды, поселяющиеся на нарушенных местообитаниях и устойчивые к действию антропогенных факторов (*Artemisia absinthium*, *Bunias orientalis*, *Polygonum arenastrum* и др.). Эфемерофиты (*Ambrosia trifida*, *Teloxis aristata*, *Elsholtzia ciliata*) и колонофиты (*Rudbeckia laciniata*, *Syringa vulgaris*) постепенно вытесняются видами местной флоры.

Сравнение адвентивного компонента 3 сукцессионных вариантов флор заброшенных селений показывает закономерное снижение доли эукенофитов. Это свидетельствует о том, что данная группа играет самую активную роль в заселении нарушенных земель. Участие эргазио-, эфемеро- и колонофитов снижается, так как выпадают виды-культивары. В то же время происходит увеличение доли агриофитов (*Camelina microcarpa*, *Myosotis arvensis*, *Tragopogon dubius*) — видов, которые успешно ассимилируются в естественные растительные сообщества.

В адвентивной флоре преобладают выходцы из ирано-туранского и средиземноморского регионов. Это объясняется наличием старых торгово-транспортных связей с этими районами.

В составе неофитов — 7 видов североамериканского происхождения (*Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia trifida*, *Collomia linearis*, *Conyza canadensis*, *Epilobium cil-*

ТАБЛИЦА 5

Оценка степени антропогенной трансформации флоры

Группы видов	Вся флора	Сукцессионные варианты флор		
		до 30 лет	31—45 лет	свыше 45 лет
	Число видов			
Адвентивные виды	64/17.4	55/20.9	43/14.8	32/12.1
Местные синантропные виды	88/23.9	75/28.5	76/26.1	71/26.9
Терофиты	64/17.4	53/20.1	43/14.8	31/11.7

liatum, *Lepidotheca suaveolens*, *Rudbeckia laciniata*), 1 вид сибирского происхождения (*Caragana arborescens*). Происхождение части адвентов не установлено.

В ходе сукцессии растительности постселитебных территорий происходит убывание числа археофитов средиземноморского происхождения; число соответствующих кенофитов при этом остается достаточно стабильным, что говорит об их адаптации к местным условиям. Доля ирано-туранских кенофитов уменьшается более чем в 2 раза уже ко второй стадии. На нарушенные местообитания активно внедряются кенофиты североамериканского происхождения, однако в процессе сукцессии они не выдерживают конкуренции с аборигенными видами и выпадают из флоры, что говорит о молодости этой категории «пришельцев». Представленность заносных видов прочих флорогенетических элементов незначительна.

Общее число местных синантропных видов (*Achillea millefolium*, *Barbarea vulgaris*, *Crepis tectorum*, *Elytrigia repens*, *Geum aleppicum*, *Lathyrus pratensis*, *Oberna behen*, *Pastinaca sylvestris*, *Stellaria media*, *Urtica dioica* и др.) — 88. Их участие сохраняется практически постоянным в ходе исследованной сукцессии, что свидетельствует о высокой адаптированности к местным почвенно-климатическим условиям.

Показателем степени нарушенности аборигенной флоры является уровень ее синантропизации (доля адвентивных и местных синантропных видов во всей флоре), для исследуемой флоры вторичных местообитаний он равен 41.3 % (табл. 5).

Таким образом, можно констатировать, что в целом различия вариантов флор, представляющих разные стадии сукцессии, сглажены. За изученный период возраста сукцессии (84 года) общее видовое богатство флоры и ее систематический состав не претерпели существенных изменений. Тем не менее отмечается некоторое увеличение представленности 5 семейств, снижение доли терофитов и увеличение доли гемикриптофитов. На их фоне фанерофиты встречаются единично и являются немногочисленной группой по числу видов.

С увеличением возраста флор наблюдается повышение долевого участия видов классов естественной растительности Querco-Fagetea, Festuco-Brometea, Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae и Molinio-Arrhenatheretea при снижении участия классов Chenopodietea, Artemisietea vulgaris, Plantaginetea majoris, которое индицирует происходящие восстановительные сукцессии.

Однако эти сукцессии протекают крайне своеобразно. Уже на первых стадиях формируются сообщества с преобладанием видов лугов, степей и опушек при участии рудеральных видов, которые за 84-летний период сохраняются и незначительно дополняются видами последующих сукцессионных стадий. Далее сукцессия замедляется, и даже спустя 84 года не формируются типичные лесные высокотравные луга, которые характерны для этой природной зоны и сменяются в ходе сукцессии лесными сообществами (Филинов и др., 2002).

Очевидно, что в условиях отсутствия хозяйственной деятельности мы имеем дело с моделью ингибирования сукцессии (Connell, Slatyer, 1977; Kuusipalo et al., 1995; Миркин, Наумова, 1998). Главным ингибирующим фактором, безусловно, является евтрофный характер местообитаний на месте заброшенных селений, что стимулирует сохранение в составе флоры и растительности нитрофильных рудеральных видов, в первую очередь *Urtica dioica*, *Conium maculatum*, *Cannabis ruderalis*, *Leonurus quinquelobatus*, которые препятствуют восстановлению типичных лесных лугов и зональных сообществ широколиственных лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л., 1976. 235 с.

Асфандияров А. З. История сел и деревень Башкирской АССР. Уфа, 1990. Т. 1. 208 с.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Григорьевская А. Я., Стародубцева Е. А., Хлызова Н. Ю., Агафонов В. А. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж, 2004. 320 с.

Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М., Соломещ А. И., Сахапов М. Т. Синтаксономия, экология и динамика рудеральных сообществ Башкирии. Уфа, 1988. 161 с.

Максимова А. В. Материалы к флоре заброшенных хуторов севера Карельского перешейка // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 1993. Сер. 3. № 2. С. 105—106.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Мулдашев А. А., Ямалов С. М. Флора Башкортостана. Уфа, 2004. 148 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

Мукатанов А. Х. Лесные почвы Башкортостана. Уфа, 2002. 264 с.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 124 с.

Физико-географическое районирование Башкирской АССР / Под ред. И. П. Кадильникова и др. Уфа, 1964. 210 с.

Филинов А. А., Ямалов С. М., Соломещ А. И. О четырех ассоциациях порядка Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae Ermakov et al. 1999 в Республике Башкортостан // Растительность России. СПб., 2002. № 3. С. 63—76.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ягудин И. Г. Атайсал — земля Бурзянская. Уфа, 2000. 96 с.

Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Голуб В. Б., Баишева Э. З. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан: Препринт. Уфа, 2004. 64 с.

Connell J. H., Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 3. N 982. P. 1119—1144.

Kuusipalo J., Edjers G., Jafarsidik Y. et al. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperata cylindrica* grassland: understorey development in forest plantations // J. Veget. Sci. 1995. Vol. 6. N 2. P. 205—210.

SUMMARY

368 species of 52 families were found as a result of investigation of the flora of abandoned villages in the South Ural forest mountain zone (Bashkortostan Republic). The ecological-phytocoenotic composition of the flora is constant, with predominance of ruderal species and species of secondary meadows. The broad-leaved forests are the climax communities of the region, and species of these forests penetrate to the communities under discussion very slowly, because ruderal nitrophilous species inhibit the restoration succession.

УДК 581.16 + 582.998 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 9

© А. С. Кашин, М. А. Березуцкий, И. С. Кочанова,
Н. В. Добрыничева, М. В. Полянская

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ *ASTERACEAE* ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

A. S. KASHIN, M. A. BEREZUTSKY, I. S. KOCHANOVA, N. V. DOBRYNICHEVA, M. V. POLJANSKAJA. PECULIARITIES OF SEED REPRODUCTION IN POPULATIONS OF *ASTERACEAE* SPECIES UNDER IMPACT OF ANTHROPOGENIC FACTORS

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410026 Саратов, ул. Астраханская, 83
Факс (8452) 24-16-96
E-mail: kashinas@sgu.ru

Поступила 17.03.2006
Окончательный вариант получен 02.02.2007

Определена семенная продуктивность при трех режимах цветения в 130 естественных популяциях 82 видов 39 родов сем. *Asteraceae* Саратовской обл. В большинстве исследованных популяций наблюдалось амфимиктичное аллогамное развитие семян. Агамоспермные (за счет гаметофитного апомиксиса) семена завязались в популяциях *Taraxacum officinale*, *Pilosella officinarum*, *Hieracium virosum*, *Hieracium largum*, *Pilosella echioides*, *P. praealta*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Chondrilla juncea*, *C. canescens*, *C. latifolia*, *C. graminea*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Inula britannica*, *Astra bessarabicum*, *Bidens tripartita*, *B. frondosa*. Наличие слабой степени проявления гаметофитного апомиксиса можно допустить и для популяций видов *Scorzonera stricta*, *S. taurica*, *Sonchus asper*, *Tripleurospermum perforatum*, *Onopordum acanthium* и *Erigeron acris*. Для *Chondrilla canescens*, *C. latifolia*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Bidens frondosa*, *Astra bessarabicum*, *Inula britanica* и *P. echioides* гаметофитный апомиксис отмечен впервые. При этом у видов *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *C. juncea*, *J. cyanoides* и *Inula britannica* частично популяции вели себя как облигатно амфимиктичные, а частично — как факультативно апомиктичные. Ряд популяций *Pilosella officinarum*, *P. praealta* характеризовался значительной изменчивостью соотношения апо- и амфимиксиса по годам. У растений популяций *Pulicaria vulgaris*, *Lactuca serriola*, *Erigeron acris*, *Tripleurospermum perforatum*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Tragopogon ruthenicus*, *Serratula erucifolia*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Lapsana communis*, *Inula britannica*, *Hieracium umbellatum*, *Sonchus palustris*, а в ряде случаев и у *Chondrilla juncea*, *C. graminea*, *Pilosella officinarum* и *P. echioides*, в условиях изоляции некастрированных цветков отмечена высокая завязываемость семян, однако семена не завязывались или с меньшей частотой завязывались в условиях беспыльцевого режима цветения. Популяции *Pulicaria vulgaris* и *Onopordum acanthium* являются, вероятно, облигатно автогамными. Остальные из перечисленных популяций факультативно аллогамны. Показано, что адаптационный потенциал видов, способных к апомиктичному размножению, при освоении антропогенно трансформированных территорий выше, чем аналогичный показатель по облигатно амфимиктичным видам.

Ключевые слова: семенная продуктивность популяции, режимы цветения, гаметофитный апомиксис, амфимиксис, автогамия, аллогамия, адаптационный потенциал, толерантность к антропогенным местообитаниям, *Asteraceae*.

Под параметрами систем размножения понимаются те механизмы или элементы систем размножения, изменение которых оказывает существенное влияние на генетическую структуру популяций вида и характер протекающих в них генетических процессов (Куприянов, 1989). Особенно важными в этом отношении для системы семенного размножения оказываются такие основные параметры, как система скрещивания (аллогамия, автогамия) и способ образования зародыша в семени (амфимиксис, апомиксис). Но степень изученности их в популяциях цветковых по-прежнему остается недостаточной.

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиксиса в природе. В. А. Поддубная-Арнольди (1976) отмечала, что эмбриологически установленные формы апомиксиса охватывают более

100 родов из 43 семейств покрытосеменных. Формы нередуцированного апомиксиса обнаружены примерно в 380 родах из 97 семейств покрытосеменных (Хохлов и др., 1978). Однако, по более поздним сводкам, эти цифры выглядят скромнее, но также противоречивы. Так, по самым критичным подсчетам апомиксис выявлен у представителей более чем 300 видов из более чем 35 семейств цветковых (Hanna, Bachaw, 1987). По другим данным, апомиксис распространен более чем в 40 семействах покрытосеменных (Grant, 1981; Asker, Jerling, 1992). По мнению J. Carman (1995, 1997), апомиксис распространен по крайней мере в 126 родах покрытосеменных, что составляет 0.94 % от всех известных, в соответствии со справочником Kew Botanical Gardens (Brummitt, 1992). Из них 84 рода принадлежат 3 семействам: *Asteraceae*, *Poaceae* и *Rosaceae*. Апомиксис встречается весьма нечасто еще в 30 семействах (Carman, 1997, 2000).

Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитоэмбриологического изучения мегагаметофитогенеза и состояния мегагаметофита. Но эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных (Сравнительная.., 1981—1990). Очевидно, что для многих из них эти сведения чрезвычайно фрагментарны. Общее же число известных родов у покрытосеменных составляет около 13 000, семейств — 533 (Тахтаджян, 1987), т. е. в родовом отношении и эти фрагментарные эмбриологические данные получены лишь примерно для 20 % от общего числа родов покрытосеменных. Так как по каждому роду изучена меньшая часть видов, то с уверенностью можно говорить о том, что цитоэмбриологически изучено гораздо менее 20 % видов. Да и многие из этих видов изучены явно недостаточно для того, чтобы с уверенностью судить о способах семенного размножения. Подобное заключение справедливо и в отношении степени изученности популяций и видов покрытосеменных по способам скрещивания.

Основным препятствием на пути глобального мониторинга такого параметра системы семенного размножения, как способ размножения, является отсутствие простых и надежных методов диагностики. Масштабные исследования по выявлению апомиктичных форм во флоре бывшего СССР, проводимые в свое время в Саратовском госуниверситете (1970—1987), дали лишь предварительные сведения о возможности апомиксиса у видов цветковых, так как в основном велись с использованием косвенного признака, указывающего на возможность апомиксиса у данного вида, — признака дефектности пыльцы (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). Высокая степень дефектности пыльцы действительно тесно скоррелирована с наличием у видов гаметофитного апомиксиса, но может вызываться и целым рядом иных факторов, не имеющих отношения к нему (Шишкинская, Юдакова, 2003).

Ускоренные методы цитоэмбриологического анализа мегагаметофита значительно расширяют возможности метода выявления апомиктичных форм (Шишкинская и др., 2005), но даже их использование не позволяет осуществить глобальный мониторинг основных параметров системы семенного размножения.

В этом отношении важным подспорьем для выявления апомиктичных форм растений может быть исследование семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения, режиме цветения при изоляции некастрированных цветков (режим возможности самоопыления) и режиме цветения при изоляции кастрированных цветков (беспыльцевой режим). Методика дает возможность кроме выявления частоты апо- и амфимиксиса еще и выявление частоты авто- и аллогамии в популяциях. Однако ограничивающим фактором, делающим ее малоэффективной, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Но ее можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в сем. *Asteraceae*. Известно, что для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис (Grant, 1981; Ноглер, 1990; Рубцова, 1989).

В литературе не описаны случаи обнаружения у представителей сем. *Asteraceae* адвентивной эмбрионии, или спорофитного апомиксиса. Известно, что всем представителям сем. *Asteraceae* свойственны тенуинуцеллятные, унитегмальные семязачатки. Нуцеллус эфемерный, а внутренний интегументальный слой клеток представлен эндотелием, или интегументальным тапетумом (Сравнительная.., 1987). Это означает, что из-за ранней дегенерации нуцеллуса нуцеллярная эмбриония у них в принципе невозможна. В случае интегументальной эмбрионии зародышеподобные образования не достигали стадии дифференциации (Лакшманан, Амбегаокар, 1990). Есть все основания сомневаться в том, что интегументальная эмбриония вообще реализуется на уровне развития дифференцированного зародыша и тем более способа семенного размножения (Кашин, Шишкинская, 1999; Юдакова, Лобанова, 2000; Кашин, 2004). Из этого следует, что у представителей сем. *Asteraceae* на уровне способа размножения могут реализоваться только гаметофитные формы апомиксиса.

Целью исследования было выявление частоты апо- и амфимиксиса, авто- и аллогамии в популяциях видов сем. *Asteraceae* из нескольких районов Саратовской обл. по семенной продуктивности при различных режимах цветения. Нами уже были опубликованы первые результаты по этому направлению исследований (Кашин и др., 2004; Добрыничева и др., 2005). В данной работе значительно расширен список видов и родов растений, у которых изучены основные параметры системы семенного размножения на примере популяций растений в Саратовской обл. По части популяций прослежена динамика изменчивости способов семенного размножения по годам. Предпринята попытка провести анализ степени воздействия антропогенных факторов на популяции растений изученных видов в связи с различными способами семенного размножения.

Важная роль биологических особенностей видов в процессе адаптации флоры к антропогенному воздействию уже отмечалась ранее в исследовании одного из авторов статьи (Березуцкий, 1997). Была выявлена и резкая гетерогенность таксономического состава сем. *Asteraceae* по отношению к антропогенному фактору на территории южной части Приволжской возвышенности (Березуцкий, 1998). Известно, что этот таксон является крупнейшим семейством флоры умеренной зоны Восточной Европы, доминирующим во флоре Саратовской обл. и г. Саратова. В исследуемой флоре он разделен на две противоположные по степени антропотолерантности группы: виды первой группы встречаются на различных типах антропогенных местообитаний; виды второй группы — эвантропофобы (полностью отсутствуют на экотопах, созданных человеком). Исходя из вышеизложенного, анализ степени антропотолерантности в связи с различными способами семенного размножения (апо- и амфимиксис) на примере видов сем. *Asteraceae* представляется наиболее целесообразным.

Материал и методика

Семенную продуктивность определяли по материалам, собранным в 2003—2006 гг. в 130 естественных популяциях, 82 видов 39 родов из 2 подсемейств (*Asteroidea* и *Cichorioidea*) сем. *Asteraceae*, произрастающих в различных районах

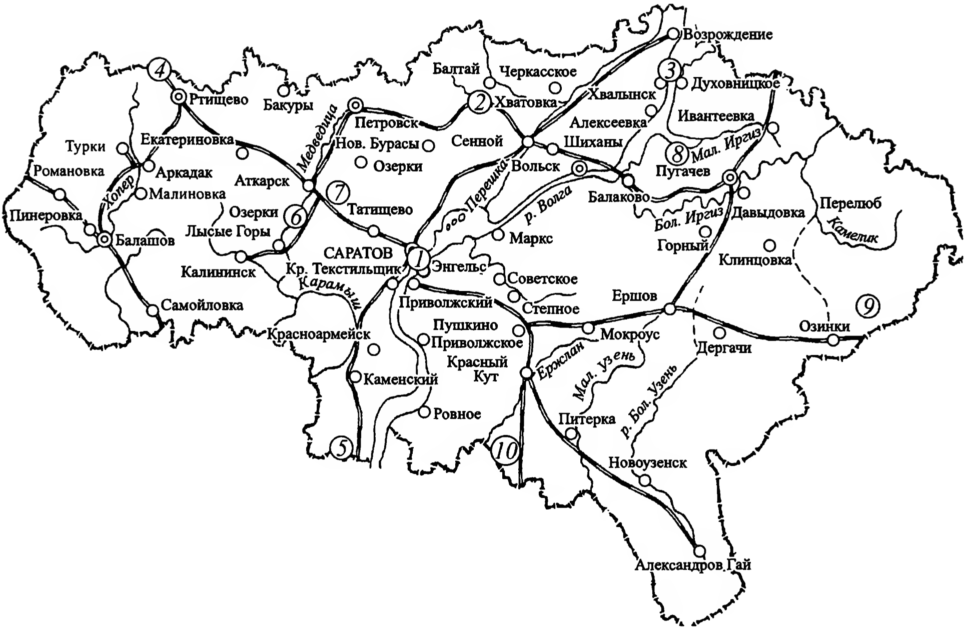


Рис. 1. Районы исследования популяций видов сем. *Asteraceae*.
1 — Саратовский, *2* — Базарно-Карабулакский, *3* — Хвалынский, *4* — Ртищевский, *5* — Красноармейский, *6* — Аткарский, *7* — Татищевский, *8* — Пугачевский, *9* — Озинский, *10* — Краснокутский.

Саратовской обл.: Краснокутском (КрК), Базарно-Карабулакском (БКр), Красноармейском (КрА), Аткарском (Атк), Озинском (Оз), Пугачевском (Пуг), Хвалынском (Хв), Татищевском (Тат), Ртищевском (Ртщ), а также в черте г. Саратова и его окрестностях (Сар) (рис. 1). По литературным данным, в Саратовской обл. семейство представлено 59 родами, насчитывающими 225 видов (Конспект.., 1983; Еленевский и др., 2001). Таким образом, доля исследованных нами видов сем. *Asteraceae* составляет около 40 %, родов — около 70 % от числа представленных во флоре Саратовской обл.

Семенную продуктивность в популяциях исследовали при трех режимах цветения, о которых шла речь выше. Для анализа завязываемости семян в условиях возможности самоопыления и беспыльцевого режима соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Для создания беспыльцевого режима цветения цветки предварительно механически кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь.

Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии определяли к общему числу цветков в нем.

При этом семенную продуктивность при всех трех режимах цветения определяли у одних и тех же особей. По каждой популяции в среднем исследовано по 30 растений, отобранных случайным образом (номер популяций дан по полевому журналу — см. табл. 1—4).

Материал обработан статистически.

ТАБЛИЦА 1

Семенная продуктивность в популяциях сем. *Asteraceae* в 2003 г.

Вид (в скобках условный номер популяции)	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Подсем. *Cichorioidea*				
Pilosella praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip. (99г)	Атк	59.1 ± 5.5	33.2 ± 9.3	25.6 ± 8.0
P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip. (22а)	БКр	52.3 ± 5.5	40.2 ± 5.4	73.1 ± 11.3
P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip. (33а)	БКр	32.6 ± 9.4	10.6 ± 6.0	3.8 ± 3.8
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (99ф)	Атк	36.0 ± 6.3	48.7 ± 7.4	31.3 ± 7.2
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (164)	КрА	53.0 ± 8.2	67.5 ± 6.4	58.4 ± 8.2
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (33ф)	БКр	16.1 ± 5.2	2.4 ± 1.7	0
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (22ф)	БКр	47.0 ± 4.8	1.9 ± 1.0	0
Taraxacum officinale Wigg. (92)	Сар	78.4 ± 5.3	76.7 ± 6.4	61.5 ± 8.9
T. officinale Wigg. (48а)	БКр	94.4 ± 3.8	45.3 ± 19.5	53.8 ± 17.0
T. officinale Wigg. (139)	Атк	76.2 ± 7.2	41.5 ± 10.4	46.6 ± 9.4
T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz. (70)	КрК	79.7 ± 3.0	Нет данных	
Hieracium umbellatum L. (93)	БКр	63.4 ± 7.6	9.7 ± 5.4	0.1 ± 0.1
H. virosum Pall. (187)	Атк	83.7 ± 6.4	48.4 ± 13.4	43.5 ± 11.2
Chondrilla juncea L. (67)	КрК	62.9 ± 7.5	67.9 ± 10.3	3.6 ± 1.4
C. juncea L. (94)	БКр	56.7 ± 7.0	38.3 ± 8.0	14.2 ± 5.7
Cichorium intybus L. (146)	Сар	70.3 ± 7.7	6.8 ± 4.5	4.0 ± 3.7
Crepis tectorum L. (157)	БКр	78.8 ± 4.6	7.0 ± 3.3	0
C. tectorum L. (154)	БКр	63.3 ± 6.3	4.5 ± 2.4	0
Lactuca serriola L. (180)	Саз	90.0 ± 10.0	21.8 ± 10.6	14.3 ± 4.3
L. tatarica (L.) C. A. Mey. (169)	КрК	5.9 ± 5.4	0	0
Leontodon autumnalis L. (162)	БКр	43.8 ± 7.5	0	0
Picris hieracioides L. (176)	Атк	18.8 ± 7.3	0	0
P. hieracioides L. (183)	Атк	24.1 ± 4.2	0	0
Scorzonera siricta Hornem. (147)	Атк	31.3 ± 4.8	4.7 ± 4.7	4.8 ± 2.8
S. stricta Hornem. (163)	КрА	35.2 ± 3.9	0	0
S. purpurea L. (142)	БКр	28.6 ± 8.5	0	0
Tragopogon dubius Scop. (145)	Сар	33.2 ± 1.5	10.5 ± 3.3	18.3 ± 5.4
T. ruthenicus Bess. ex Krasch. et S. Nikit. (166)	КрК	13.4 ± 2.8	4.6 ± 0.3	0
Helichrysum arenarium (L.) Moench. (158)	БКр	16.9 ± 0.6	0	0
Подсем. *Asteroidea*				
Erigeron acris L. (148)	Атк	63.1 ± 15.9	36.9 ± 9.8	2.8 ± 0.3
Anthemis subtinctoria Dobrocz. (149)	Атк	69.0 ± 13.6	0	0
Tripleurospermum perforatum (Mérat) M. Lainz (151)	Сар	48.9 ± 6.2	11.3 ± 5.7	7.4 ± 3.9
Jurinea cyanoides (L.) Reichenb. (155)	Б.Кр	43.2 ± 4.6	0	0
Senecio jacobaea L. (156)	БКр	Нет данных	0	0
Trommsdorfia maculata (L.) Bernh. (159)	БКр	58.3 ± 4.6	Нет данных	0
Pulicaria vulgaris Gaertn. (168)	КрК	93.2 ± 5.1	93.8 ± 6.3	0

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид (в скобках условный номер популяции)	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Centaurea pseudomaculosa Dobrosz. (170)	КрК	19.9 ± 5.2	0.3 ± 0.3	0
C. pseudomaculosa Dobrosz. (173)	Атк	1.8 ± 1.3	0	0
C. pseudomaculosa Dobrosz. (177)	Сар	37.0 ± 4.8	3.2 ± 1.9	0
C. pseudophrygia C. A. Mey. (188)	Атк	14.3 ± 5.6	0	0
Inula britannica L. (175)	Атк	100.0 ± 0.0	0	0
Tanacetum millefolium (L.) Tzvel. (172)	КрК	52.5 ± 6.1	0	0
T. vulgare L. (150)	Сар	48.5 ± 5.6	0	0
Onopordum acanthium L. (178)	Сар	100.0 ± 0.0	86.9 ± 5.3	3.9 ± 1.9
Carduus acanthoides L. (179)	Сар	72.5 ± 4.3	10.0 ± 4.5	0
Solidago virgaurea L. (182)	БКр	68.5 ± 10.5	0	0
Aster bessarabicus Bernh. ex Reichenb. (191)	Атк	87.5 ± 12.5	0	0

Примечание. Здесь и в табл. 2—4 район сбора: Атк — Аткарский, БКр — Базарно-Карабулакский, КрА — Красноармейский, КрК — Краснокутский, Сар — Саратовский районы Саратовской обл.

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность в популяциях сем. *Asteraceae* в 2004 г.

Вид (в скобках условный номер популяции)	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Подсем. *Cichorioidea*				
Pilosella officinarum F. Schultz et Sch. Bip. (22^{а})	БКр	80.3 ± 2.3	64.2 ± 5.3	47.2 ± 9.6
P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip. (33^{а})	БКр	93.1 ± 4.9	30.6 ± 19.5	9.8 ± 4.6
P. praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip. (22^{г})	БКр	73.4 ± 5.0	68.0 ± 1.9	55.5 ± 3.0
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (22^{ф})	БКр	38.1 ± 5.3	0	0
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (33^{ф})	БКр	49.3 ± 10.4	3.9 ± 3.7	0
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (224)	КрК	33.7 ± 9.8	0	0
H. umbellatum L. (93)	БКр	66.8 ± 5.9	0	0
H. umbellatum L. (93^{а})	БКр	51.1 ± 7.2	0	0
H. virosum Pall. (223)	КрК	87.9 ± 6.8	59.3 ± 10.9	58.4 ± 10.1
Taraxacum officinale Wigg. (48^{а})	БКр	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0	78.8 ± 6.9
T. serotinum (Waldst. et Kit.) Poir. (47)	БКр	13.0 ± 7.6	0	0
Chondrilla juncea L. (67)	КрК	87.5 ± 12.5	63.7 ± 13.8	0
C. juncea L. (94)	БКр	84.0 ± 4.6	81.3 ± 6.9	0
Tragopogon dubius Scop. (145)	Сар	29.7 ± 5.8	8.3 ± 3.0	6.6 ± 4.9
T. ruthenicus Bess. ex Krasch. et S. Nikit. (166)	КрК	40.2 ± 9.0	0	0
T. podolicus (DC.) Artemcz. (163)	КрА	46.4 ± 6.6	0	0
T. podolicus (DC.) Artemcz. (204)	Атк	74.2 ± 7.1	0	0
Scorzonera ensifolia Bieb. (201)	КрК	17.8 ± 4.0	0	0
Crepis tectorum L. (225)	КрК	76.9 ± 12.2	0	0

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Условный номер популяции и вид	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Подсем. *Asteroidea*				
Tussilago farfara L. (197)	Атк	100.0 ± 0.0	0	0
Antennaria dioica (L.) Gaertn. (199)	БКр	68.4 ± 6.5	0	0
Carduus thoermeri Weinm. (200)	КрА	55.4 ± 9.2	0.4 ± 0.4	0
C. acanthoides L. (210)	Атк	49.0 ± 13.2	0	0
Jurinea cyanoides (L.) Reichenb. (203)	КрА	93.6 ± 2.8	76.7 ± 9.0	54.8 ± 11.0
J. cyanoides (L.) Reichenb. (211)	Атк	38.8 ± 8.3	0	0
Centaurea apiculata Ledeb. (208)	Атк	36.6 ± 5.9	0	0
Arctium tomentosum Mill. (212)	Атк	47.9 ± 7.4	57.9 ± 10.9	0

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность в популяциях сем. *Asteraceae* в 2005 г.

Вид (в скобках условный номер популяции)	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Подсем. *Cichorioidea*				
Pilosella officinarum F. Schultz et Sch. Bip. (22^{а})	БКр	31.1 ± 9.3	44.5 ± 8.0	25.9 ± 8.3
P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip. (33^{а})	БКр	75.9 ± 8.2	60.0 ± 16.3	25.9 ± 12.0
P. praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip. (22^{г})	БКр	69.7 ± 2.6	35.8 ± 10.4	36.7 ± 11.4
P. praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip. (250)	Хв	18.5 ± 5.0	15.1 ± 3.7	14.8 ± 3.8
P.×praealta-vaillantii (22^{ги})	БКр	31.5 ± 15.8	34,3 ± 34.3	17.2 ± 17.2
P. ×praealta-officinarum (22^{к})	БКр	62.4 ± 7.6	41.5 ± 10.3	23.4 ± 13.2
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (245)	Атк	9.6 ± 6.2	0	0
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (248)	Ртщ	31.1 ± 10.0	3.3 ± 2.3	2.9 ± 2.9
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (260)	КрК	39.9 ± 11.9	3.9 ± 2.9	1.7 ± 0.9
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (164)	КрА	100.0 ± 0.0	56.8 ± 10.3	15.5 ± 10.2
Taraxacum officinale Wigg. (48a)	БКр	100.0 ± 0.0	77.0 ± 7.3	58.5 ± 9.3
T. officinale Wigg. (92)	Сар	96.7 ± 5.1	96.3 ± 4.5	54.0 ± 0.2
Hieracium virosum Pall. (291)	Хв	50.7 ± 6.6	53.0 ± 3.9	39.6 ± 6.1
Chondrilla juncea L. (67)	КрК	62.7 ± 10.3	43.8 ± 10.5	0
C. juncea L. (94)	БКр	54.0 ± 8.4	43.8 ± 12.8	0
C. graminea Bieb. (113)	Хв	70.1 ± 8.5	65.7 ± 8.6	17.3 ± 6.8
C. juncea L. (115)	Хв	53.1 ± 4.1	62.0 ± 6.2	32.4 ± 6.2
C. canescens Kar. et Kil. (293)	Хв	25.9 ± 6.2	55.1 ± 10.1	24.0 ± 8.9
C. latifolia Bieb. (300)	КрА*	84.5 ± 5.7	71.0 ± 9.0	19.5 ± 8.0
Scorzonera ensifolia Bieb. (233)	Хв	–	1.8 ± 0.9	0
S. ensifolia Bieb. (237)	Оз	66.3 ± 3.6	0	0

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Условный номер популяции и вид	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
S. ensifolia Bieb. (235)	КрК	7.9 ± 2.6	2.8 ± 1.4	0
S. taurica Bieb. (247)	Ртщ	75.8 ± 3.6	1.7 ± 1.7	6.1 ± 3.0
Crepis praemorsa (L.) Tausch. (231)	БКр	67.5 ± 5.5	0	0
C. sibirica L. (254)	Хв	6.4 ± 2.3	0	0
Lactuca tatarica (L.) C.A. Mey. (256)	Хв	—	0	0
Sonchus asper (L.) Hill. (249)	Хв	1.4 ± 0.8	0	0
S. asper (L.) Hill. (274)	Пуг	52.1 ± 19.0	0	0
S. arvensis L. (276)	Пуг	32.5 ± 9.2	5.8 ± 3.6	0
Lapsana communis L. (252)	Хв	84.8 ± 6.2	47.2 ± 8.9	2.4 ± 2.4
Подсем. *Asteroidea*				
Senecio paucifolius S. G. Gmel. (288)	Тат	19.5 ± 6.6	1.1 ± 0.6	0
S. grandidentatus Ledeb. (283)	Сар	21.4 ± 4.7	0	0
S. grandidentatus Ledeb. (294)	Хв	23.5 ± 5.5	0	0
Inula helenium L. (280)	Тат	44.1 ± 5.4	0	0
I. britannica L. (273)	Пуг	72.9 ± 9.5	62.2 ± 11.2	12.5 ± 6.4
Arctium lappa L. (275)	Пуг	54.6 ± 6.7	27.1 ± 7.2	3.2 ± 3.2
Jurinea cyanoides (L.) Reichenb. (239)	Оз	45.4 ± 9.7	0	0
J. cyanoides (L.) Reichenb. (263)	БКр	37.6 ± 5.0	0	0
Cirsium esculentum (Sier.) C. A. Mey (287)	Тат	41.5 ± 5.9	0.7 ± 0.4	0
C. canum (L.) All. (279)	Тат	13.3 ± 5.3	0.5 ± 0.3	0
C. arvense (L.) Scop. (244)	Атк	—	0	0
C. arvense (L.) Scop. (264)	БКр	—	0	0
Serratula erucifolia (L.) Boriss. (234)	Тат	—	13.13 ± 5.4	0
S. cardunculus (Pall.) Schischk. (232)	Тат	38.8 ± 8.3	6.2 ± 6.2	0
Centaurea pseudomaculosa Dobrosz. (238)	Оз	19.9 ± 3.1	6.1 ± 3.6	0
C. ruthenica Lam. (251)	Хв	39.9 ± 4.2	1.9 ± 1.9	0
C. jacea L. (296)	Хв	83.3 ± 5.9	1.0 ± 1.0	0
Chartolepis intermedia Boiss. (286)	Сар	17.4 ± 3.8	0	0
Pyrethrum corymbosum (L.) Scop. (246)	Ртщ	52.4 ± 7.6	0	0

Примечание. * — популяция вида исследована в приграничном с Саратовской обл. районе Волгоградской обл.

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность в популяциях сем. *Asteraceae* в 2006 г.

Вид (в скобках условный номер популяции)	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Подсем. *Cichorioidea*				
Pilosella officinarum F. Schultz et Sch. Bip. ($22^{\text{а}}$)	БКр	55.4 ± 5.5	35.1 ± 6.7	17.7 ± 5.2
P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip. ($33^{\text{а}}$)	БКр	59.1 ± 7.4	Нет данных	
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. ($22^{\text{Ф}}$)	БКр	62.5 ± 7.7	0	4.7 ± 4.7
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. ($33^{\text{Ф}}$)	БКр	49.1 ± 8.8	0	15.8 ± 10.6

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Условный номер популяции и вид	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	самоопылении	беспыльцевом режиме
Pilosella praealta (Vill. ex Gochm.) F. Schultz et Sch. Bip (22$^{\text{г}}$)	БКр	46.3 ± 8.0	53.1 ± 7.0	14.6 ± 4.7
P.×praealta-vaillantii (22$^{\text{ги}}$)	БКр	37.2 ± 7.9	45.7 ± 8.0	40.7 ± 8.0
P.×praealta-officinarum (22$^{\text{к}}$)	БКр	27.9 ± 10.3	28.0 ± 7.6	31.4 ± 7.9
P. echioides (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (370)	КрК	48.4 ± 6.7	2.4 ± 2.4	0
Taraxacum officinale Wigg. (48a)	БКр	87.4 ± 7.3	90.6 ± 4.9	90.6 ± 6.2
T. officinale Wigg. (92)	Сар	99.9 ± 0.1	98.5 ± 0.8	93.4 ± 3.8
Hieracium umbellatum L. (93$^{\text{а}}$)	БКр	19.8 ± 6.4	0	0
H. largum Fries. (392)	Хв	64.7 ± 6.6	63.2 ± 8.1	53.2 ± 8.3
Chondrilla juncea L. (67)	КрК	67.3 ± 12.2	31.3 ± 15.7	0
C. juncea L. (94)	БКр	66.2 ± 19.9	26.8 ± 17.2	7.5 ± 7.5
C. juncea L. (113)	Хв	49.6 ± 7.4	54.2 ± 9.7	11.4 ± 8.6
C. graminea Bieb. (115)	Хв	42.9 ± 7.7	52.3 ± 8.3	16.8 ± 7.9
C. canescens Kar. et Kit. (293)	Хв	65.6 ± 8.4	57.8 ± 8.8	10.6 ± 7.3
C. latifolia Bieb. (300)	КрА*			
Scorzonera ensifolia Bieb. (233)	Хв	28.3 ± 5.8	0	0
S. purpurea L. (311)	Хв	35.4 ± 4.9	1.2 ± 1.01	1.1 ± 0.7
S. taurica Bieb. (340)	Ртщ	56.5 ± 4.7	0	0
S. hispanica L. (360)	Хв	39.2 ± 6.4	0	0
Tragopogon dubius Scop. (145)	Сар	63.4 ± 7.3	9.2 ± 4.2	1.3 ± 1.3
T. dubius Scop. (316)	Сар	—	0	7.8 ± 3.1
T. podolicus (DC.) Artemsz. (339)	Атк	44.5 ± 5.2	0	0
Sonchus asper (L.) Hill. (362)	Хв	23.3 ± 1.6	0	0
S. palustris L. (276)	Хв	96.1 ± 1.9	56.6 ± 6.4	0
Lagoseris sancta (L.) K. Maly (312)	Хв	55.5 ± 7.4	0	0
Подсем. *Asteroidea*				
Inula salicina L. (358)	Хв	26.8 ± 5.5	0	0
I. britanica L. (273)	Пуг	38.0 ± 9.2	0	0
Jurinea cyanoides (L.) Reichenb. (334)	КрА	93.5 ± 4.0	86.3 ± 7.2	63.6 ± 9.0
J. arachnoidea Bunge (332)	Тат	85.3 ± 5.2	77.5 ± 11.7	65.5 ± 9.1
J. ledebourii Bunge (359)	Хв	49.5 ± 5.7	0	0
Cirsium vulgare (Savi) Ten. (389)	Сар			
Inula salicina L. (358)	Хв	26.8 ± 5.5	0	0
I. britanica L. (273)	Пуг	38.0 ± 9.2	0	0
Erigeron canadensis L. (363)	Сар	32.9 ± 10.4	0	0
Centaurea marschalliana Spreng. (307)	Хв	4.9 ± 2.9	0	0
C. taliewii Kleop. (326)	Оз	49.6 ± 5.15	–	0
C. diffusa Lam. (377)	Сар	56.8 ± 10.4	4.9 ± 3.7	0
Carduus acanthoides L. (389)	Сар	60.3 ± 5.3	6.5 ± 2.6	0
Astra bessarabicum Bernh. ex Reichenb. (390)	Хв	64.3 ± 6.9	58.4 ± 7.5	70.5 ± 5.7
Bidens tripartita L. (395)	Тат	100	96.5 ± 2.5	96.1 ± 2.5
B. frondosa L. (396)	Тат	72.5 ± 3.8	42.6 ± 8.4	20.0 ± 8.8
Grindelia squarrosa (Pursh) Dunal (365)	Сар	68.1 ± 4.5	0	0

Примечание. Условные обозначения те же, что в табл. 3.

Результаты и обсуждение

В большинстве исследованных популяций видов наблюдалось амфимиктичное аллогамное развитие семян (табл. 1—4). Семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях *Taraxacum officinale* (78.8 ± 6.9 %), *Pilosella officinarum* (73.1 ± 11.3), *P. echioides* (58.4 ± 8.2), *P. praealta* (55.5 ± 3.0), *Hieracium virosum* (58.5 ± 10.1), *H. largum* (53.2 ± 8.3), *Jurinea cyanoides* (63.6 ± 9.0), *J. arachnoidea* (65.5 ± 9.1), *Chondrilla juncea* (32.4 ± 6.2), *C. canescens* (24.0 ± 8.9), *C. latifolia* (19.5 ± 8.0), *C. graminea* (17.3 ± 6.8), *Tragopogon dubius* (18.3 ± 5.4), *Lactuca serriola* (14.3 ± 4.3), *Inula britannica* (12.5 ± 6.4), *Aster bessarabicum* (70.5 ± 5.7), *Bidens tripartita* (96.1 ± 2.5), *B. frondosa* (20.0 ± 8.8 %). В отношении этих популяций можно однозначно говорить о том, что они являются факультативно апомиктичными. Однако популяции *P. echioides* (22ф, 33ф — по 3 годам наблюдения, а 224, 245 — по 1 году наблюдения), *C. juncea* (67 — по 3 годам наблюдения, 94 — по 2 годам наблюдения), *J. cyanoides* (155, 211 и 239 — по 1 году наблюдения) и *Inula britannica* (273 — по 1 году наблюдения) вели себя как облигатно амфимиктичные. У *P. officinarum* популяция 33а в 2003—2004 гг. была также близка к облигатно амфимиктичной. Эти данные говорят о том, что популяции последних 5 видов в различных условиях обитания и в различные годы вегетации могут вести себя то как облигатно амфимиктичные, то как факультативно апомиктичные.

Из вышеперечисленных видов сем. *Asteraceae* наличие гаметофитного апомиксиса ранее отмечалось только для *P. officinarum*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *C. juncea*, *C. graminea*, *H. virosum* и *B. tripartita* (Хохлов и др., 1978; Кашин, Чернышова, 1997; Пулькина, Тупицына, 2000; Кашин и др., 2003). В родах *Tragopogon*, *Lactuca*, *Jurinea* и *Inula* гаметофитный апомиксис ранее вообще не отмечался. Однако у видов *C. canescens*, *C. latifolia*, *P. echioides*, *B. frondosa*, *I. britannica*, *Tragopogon dubius*, *L. serriola*, *J. cyanoides*, *J. arachnoidea*, а также у *Aster bessarabicum* этот феномен нами выявлен впервые.

Наличие слабой степени проявления гаметофитного апомиксиса можно допустить и для популяций видов *Scorzonera stricta* (4.8 ± 2.8 %), *S. taurica* (6.1 ± 3.0), *Sonchus asper* (6.7 ± 1.7), *Tripleurospermum perforatum* (7.4 ± 3.9), *Onopordum acanthium* (3.9 ± 1.9) и *Erigeron acris* (2.8 ± 0.3 %), так как в условиях беспыльцевого режима цветения происходило образование семян, хотя частота их завязывания была низкой. Однако наличие даже слабой выраженности апомиксиса у этих видов требует дополнительного уточнения. Последние 3 вида, как и *J. cyanoides*, *Bidens frondosa*, *B. tripartita*, *Aster bessarabicum*, относятся к подсем. *Asteroidea*, в то время как прочие вышеперечисленные виды — к подсем. *Cichorioidea*.

Из исследованных видов апомиксис ранее отмечался для *Antennaria dioica*, *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus*, а в пределах родственных видов в литературе указан также для родов *Centaurea* и *Pyrethrum* (Хохлов и др., 1978). Однако, по результатам нашего исследования, слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *Cichorium intybus*, хотя проведенное цитоэмбриологическое изучение состояния мегагаметофита указывает на отсутствие выраженности гаметофитного апомиксиса у данного вида, по крайней мере у растений исследованной нами популяции. В отношении исследованной популяции *Antennaria dioica* речь может идти о том, что либо популяция относится к облигатно амфимиктичной, либо в год наблюдения она вела себя как амфимиктичная. Для окончательного вывода необходимы дополнительные исследования.

У растений популяций *Pulicaria vulgaris*, *Lactuca serriola*, *Erigeron acris*, *Tripleurospermum perforatum*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Tragopogon* *ruthenicus*, *Serratula erucifolia*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Lapsana communis*, *Inula britannica*, *Hieracium umbellatum*, *S. palustris*, а в ряде случаев и у *Chondrilla juncea*, *C. graminea*, *Pilosella officinarum* и *P. echioides* отмечена высокая завязываемость семян при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков, но семена не завязывались либо завязывались с более низкой частотой в условиях беспыльцевого режима цветения. При этом популяции *Pulicaria vulgaris*, *Onopordum acanthium* и *Arctium tomentosum* являются, вероятно, облигатными автогамами, так как семенная продуктивность в них при этом режиме цветения была близка к 100 % или достоверно не отличалась от семенной продуктивности при свободном режиме цветения. Остальные из перечисленных популяций факультативно аллогамны, так как семенная продуктивность при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков у них была на уровне 10—20 % либо существенно варьировала по годам или на межпопуляционном уровне.

Обращает на себя внимание тот факт, что даже в условиях свободного цветения семенная продуктивность в различных популяциях варьировала в широких пределах: от 0 % у *Centaurea pseudomaculosa* и *C. pseudophrygia* до 100 % у *Onopordum acanthium*, *Pulicaria vulgaris* или *Taraxacum officinale*.

Ранее на примере *Pilosella officinarum*, *Taraxacum officinale*, *Chondrilla juncea* мы уже обсуждали различное поведение популяций одного и того же вида в отношении способа размножения (апо- и амфимиксис) в различных условиях обитания (Кашин и др., 2004). Результаты исследований популяций этих и ряда других видов в 2003—2006 гг. подтверждают выявленные ранее закономерности.

Так, у растений *P. officinarum* 33а в неблагоприятных условиях внешней среды (остепненный сосновый бор на плакоре в Базарно-Карабуклакском р-не) в 2003 г. семена в условиях беспыльцевого режима не завязались. В 2004 г. данная популяция характеризовалась также низкой (около 10 %) семенной продуктивностью при беспыльцевом режиме цветения, а в 2005 г. — более высокой (25.9 ± 12.0 %). В то же время в популяции *P. officinarum* (22а), обитающей всего в 3—4 км от предыдущей популяции, но в более благоприятных условиях (влажный луг), семенная продуктивность во все 4 года наблюдения в условиях беспыльцевого режима цветения была высокой. Это говорит о том, что первая из перечисленных популяций, как и в предыдущие годы, вела себя то как облигатно амфимиктичная, то как факультативно апомиктичная. Вторая же популяция неизменно вела себя как факультативно апомиктичная с достаточно высокой выраженностью апомиксиса в любой год наблюдений (25.9—73.1 %) (рис. 2). Следовательно, популяция *P. officinarum* 33а, обитающая в неблагоприятных условиях внешней среды, так же как и в предыдущие годы наблюдений, характеризовалась большей нестабильностью системы семенного размножения, чем популяция 22а этого же вида, обитающая в более благоприятных условиях.[1] При этом не наблюдалось никакой синхронности колебаний степени выраженности гаметофитного апомиксиса в этих популяциях по годам.

Популяции *P. echioides* 22ф и 33ф из Базарно-Карабулакского р-на, 224 — из Краснокутского, 245 — из Аткарского, 248 — из Ртищевского районов вели себя как облигатно амфимиктичные. Однако популяции 99ф из Аткарского и 164 из Красноармейского районов в 2003 г., а последняя популяция еще и в 2005 г. вели

---

[1] На протяжении всех лет (более 10) наблюдения популяция *P. officinarum* 22а была неизменно факультативно апомиктичной при частоте завязываемости апомиктичных семян на уровне 25—75 % (по большинству лет наблюдений — 50—75 %), а популяция 33а характеризовалась предельной неустойчивостью системы семенного размножения, с колебаниями частоты апомиксиса по годам от 0 до 100 % (Кашин, Демочко, 2003).

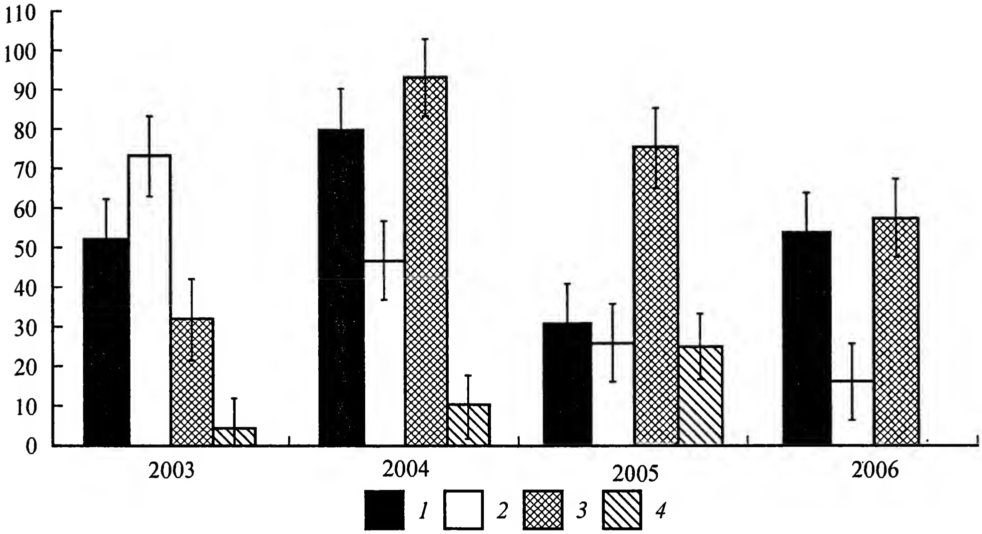


Рис. 2. Динамика семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения растений в популяциях *Pilosella officinarum* 22а (*1, 2*) (биотоп влажного луга) и 33а (*3, 4*) (биотоп остепненного соснового бора).

1, 3 — семенная продуктивность при свободном цветении; *2, 4* — при беспыльцевом режиме цветения. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — завязываемость семян, %.

себя как факультативно апомиктичные. При этом частота гаметофитного апомиксиса составляла 58.4 ± 8.2 %.

Таким образом, динамика изменчивости способа воспроизведения (апо- и амфимиксис) у обоих видов *Pilosella* хотя и была существенной на внутрипопуляционном уровне, но все же в большей мере проявлялась на межпопуляционном уровне, т. е. в большей мере зависела от типа биотопа и в меньшей — от климатических условий года наблюдений.

Известно, что в пределах рода *Pilosella* встречается только гаметофитный апомиксис с апоспорическим типом развития мегагаметофита (Ноглер, 1990). Эти данные подтверждают ранее сделанный нами вывод о том, что существенными в определении пути семенной репродукции на этапе инициации мегагаметофитогенеза у апоспорических видов *Pilosella* являются прежде всего факторы, степень проявления которых зависит от типа биотопа, т. е. локальные по своему проявлению в пространстве.

Как и в предыдущие годы наблюдений, в пространственно значительно (расстояние между популяциями более 100 км) разделенных популяциях *Taraxacum officinale*, которому свойственен апомиксис с диплоспорическим типом развития мегагаметофита, наблюдалась синхронность изменений выраженности гаметофитного апомиксиса по годам. Так, в 2000 г. частота гаметофитного апомиксиса в этих популяциях была чуть более 60 %, в 2001 г. — почти 100 %, в 2003 и 2005 гг. — несколько ниже 60 % (табл. 5).

Сходная картина по всем годам наблюдения имела место и в популяциях диплоспорического апомикта *Chondrilla juncea*, пространственно удаленных друг от друга примерно на 200 км. В 2000 г. в этих популяциях частота гаметофитного апомиксиса наблюдалась на уровне 42—52 %, в 2001 г. — около 30 %, в остальные годы колебалась в узком интервале от 0 до 15 % (табл. 5). Это говорит о том, что существенными в определении пути семенной репродукции на этапе инициации ме-

ТАБЛИЦА 5

Динамика семенной продуктивности популяций *Taraxacum officinale* и *Chondrilla juncea* при беспыльцевом режиме цветения

Вид и № популяции	Завязываемость семян при беспыльцевом режиме, %						
	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.
T. officinale (48[a])	64.2 ± 7.3	97.3 ± 9.9	Нет данных	53.8 ± 17.0	78.8 ± 6.9	58.5 ± 9.3	Нет данных
T. officinale (92)	63.0 ± 9.3	93.9 ± 1.3	77.4 ± 9.0	61.5 ± 8.9	Нет данных	54.0 ± 0.2	93.4 ± 3.8
C. juncea (67)	52.3 ± 12.8	27.7 ± 14.0	0	3.6 ± 1.4	0	0	0
C. juncea (94)	42.5 ± 10.1	27.7 ± 7.0	17.6 ± 6.9	14.2 ± 5.7	0	0	7.5 ± 7.5

гаметофитогенеза (диплоспория или эуспория) у этих видов, вероятнее всего, являются климатические факторы.

Пространственно значительно разделенные популяции апоспорического апомикта *P. praealta* характеризовались динамикой семенной продуктивности при беспыльцевом режиме в интервале от 14.6 ± 4.7 до 55.5 ± 3.0 %. При этом имела место как межпопуляционная, так и внутрипопуляционная изменчивость по годам. Популяции диплоспорового вида *Hieracium virosum* из 3 различных районов характеризовались относительной стабильностью семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения (от 39.6 ± 6.1 до 58.4 ± 10.1 %). Одни популяции *Tragopogon dubius*, *Jurinea cyanoides*, *Inula britannica* вели себя как апомиктичные с выраженностью апомиксиса на уровне 12.5—54.8 %, другие популяции этих же видов — как облигатно амфимиктичные, причем как в один год, так и в разные годы наблюдений. Следует отметить, что популяция *Inula britannica*, например, вела себя как факультативно апомиктичная в условиях чрезвычайного переувлажнения, связанного с затоплением биотопа луга в пойменном лесу Пугачевского р-на паводковыми водами и длительным их стоянием (до июля включительно), в то время как облигатно амфимиктичное размножение было свойственно другой популяции вида с более оптимальными условиями обитания. Да и в той же популяции пойменного леса из Пугачевского р-на в 2006 г. условия обитания были близки к оптимальным и, как следствие, семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения была равна 0. Эти данные также указывают на то, что популяции одних и тех же видов во времени и пространстве не только могут демонстрировать различную степень выраженности гаметофитного апомиксиса, но и вести себя то как облигатно амфимиктичные, то как факультативно апомиктичные в зависимости от условий обитания.

При исследовании флоры окрестностей г. Саратова в пределах границ, означенных ранее в ряде работ (Иванова и др., 1976, 1983, 1984), обнаружено 132 вида из 53 родов сем. *Asteraceae*. В это число не включены некоторые виды, периодически дичающие из культурных насаждений, но надолго не закрепляющиеся на данной территории, и редкие виды-ксенофиты, так как растения этих групп изначально приурочены к антропогенным биотопам. Указанное разнообразие видов семейства можно считать близким к полному списку видов, обитающих на данной территории в настоящее время. Из этого числа на антропогенных биотопах в границах непрерывной городской застройки обнаружено 88 видов (или 66.62 %). Из сложноцветных, обитающих в окрестностях города, в отношении семенной продуктивности при 3 режимах цветения нами исследовано 75 видов 37 родов, т. е. более половины от общего числа видов и более 2/3 родов семейства, выявленных в окрестностях г. Саратова. Выбор видов для исследования осуществлялся случайным образом. Степень встречаемости исследованных на предмет способа семенного размножения видов на антропогенных биотопах в черте городской застройки приведена в табл. 6. Интересно, что доля видов сем. *Asteraceae*, массово и нередко встречающихся в черте городской застройки, выше среди апомиктов (около 3/5 исследованных апомиктичных видов) и существенно ниже среди амфимиктов (2/5 исследованных амфимиктичных видов) (табл. 7). Доля встречающихся на урбанизированных территориях видов при этом среди амфимиктичных составляет чуть больше 65 %, в то время как среди апомиктичных — 87 %. Эти данные говорят в пользу того, что апомиктичные виды более склонны к адаптации в условиях урбанизированной среды, чем облигатно амфимиктичные. Среди исследованных амфимиктичных видов, обитающих на урбанизированных территориях, много интенсивно вегетативно размножающихся (например: *Cirsium arvense*, *C. incanum*, *Lactuca tatarica*, *Tanacetum vulgare*, *Senecio grandidentatus*, *Sonchus arvensis*, *S. palustris*), в то время как среди апомиктов активных вегетативников много меньше (может быть, только *Pilosella officinarum*) (табл. 7). Очевидно, что за счет интенсивного вегетативного размножения виды повышают свой адаптационный потенциал. За вычетом вегетативно размножающихся доля массово и нередко встречающихся в черте городской застройки видов сем. *Asteraceae* среди апомиктичных видов несколько возрастает (более 3/5), а среди амфимиктичных — падает (ниже 1/3). При этом среди амфимиктичных бóльшая часть видов, способных к интенсивному вегетативному размножению (71.4 %), принадлежит к числу часто и нередко встречающихся в черте городской застройки (табл. 6), что дополнительно указывает на существенную роль именно вегетативного размножения в толерантности этих видов к урбанизированным биотопам. Косвенно это также свидетельствует о более высоком адаптационном потенциале апомиктичного способа размножения по сравнению с амфимиктичным и о повышенной склонности апомиктов к переходу на урбанизированные территории.

При рассмотрении встречаемости исследованных в отношении способа размножения видов сем. *Asteraceae* Саратовской обл. на других основных типах антропогенных биотопов (техногенные местообитания, искусственные лесные насаждения, агрофитоценозы) (табл. 7) выясняется следующая картина. Из трех типов биотопов лишь на техногенных местообитаниях различия между долей амфимиктов и апомиктов незначительны. Среди исследованных амфимиктичных видов в этом типе биотопа встречается 67.7 % видов, в то время как среди исследованных апомиктичных видов — 72.2 % видов. Более существенные различия наблюдаются при анализе толерантности видов к таким антропогенным биотопам, как искусственные лесные насаждения. Здесь из амфимиктичных видов обнаружено меньше 2/3 исследованных видов, а из апомиктичных — более 3/4 исследованных видов. На агроценозах среди исследованных видов доля толерантных к этому биотопу видов с апомиктичным размножением составляет более 55 %, в то время как доля толерантных к этому биотопу амфимиктичных видов составляет 45 % (табл. 8). И это несмотря на высокую специфичность условий обитания в агроценозах, при которых решающую роль начинают играть биоморфа и жизненный цикл (однолетники, длиннокорневищные и корнеотпрысковые растения). Так же как в случае с урбанизированными территориями, среди исследованных видов растений апомиктов с по-

ТАБЛИЦА 6

Толерантность к различным типам антропогенно трансформированных биотопов и способ размножения исследованных видов сем. *Asteraceae*

Вид	Типы размножения			Толерантность к местообитаниям			
	семенной		вегетативный	урбанизированные	техногенные местообитания	искусственные лесные насаждения	агроценозы
	амфимиксис	апомиксис					
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	+	—	+	?	—	+	—
Anthemis subtinctoria Dobrocz.	+	—	—	Редко	+	—	+
Arctium lappa L.	+	—	—	Массово	+	+	+
A. tomentosum Mill.	+	—	—	»	+	+	+
Aster bessarabicus Bernh. ex Reichenb.	+	+	—	Изредка	—	+	+
Bidens tripartita L.	+	+	—	»	+	—	—
B. frondosa L.	+	+	—	Нередко	+	+	—
Carduus thoermerii Weinm.	+	—	—	Массово	+	+	+
C. acanthoides L.	+	—	—	»	+	+	+
Centaurea jacea L.	+	—	—	Редко	+	+	—
C. pseudophrygia C. A. Mey.	+	—	—	Нет	+	+	—
C. pseudomaculosa Dobrocz.	+	—	—	Массово	+	+	+
C. apiculata Ledeb.	+	—	—	Изредка	+	+	—
C. ruthenica Lam.	+	—	—	Нет	—	—	—
C. diffusa Lam.	+	—	—	Массово	+	—	+
C. marschalliana Spreng.	+	—	—	Нет	—	—	—
C. taliewii Kleop.	+	—	—	»	—	—	—
Chartolepis intermedia Boiss.	+	—	—	»	+	—	—
Chondrilla juncea L.	+	+	—	Нередко	+	+	+
C. graminea Bieb.	+	+	—	»	+	+	+
C. canescens Kar. et Kit.	+	+	—	?	—	+	—
C. latifolia Bieb.	+	+	—	?	—	+	—
Cichorium intybus L.	+	—	—	Массово	+	+	+
Cirsium esculentum (Siev.) C. A. Mey.	+	—	—	Редко	+	—	—

C. arvense (L.) Scop.	+	—	+	Массово	+	+	+
C. incanum (S. G. Gmel.) Fisch.	+	—	+	Нередко	+	+	+
C. vulgare (Savi) Ten.	+	—	—	»	+	—	—
Crepis praemorsa (L.) Tausch.	+	—	—	Нет	—	—	—
C. tectorum L.	+	—	—	Нередко	+	+	+
C. sibirica L.	+	—	+	Нет	—	—	—
Erigeron acris L.	+	—	—	Изредка	+	+	+
E. canadensis L.	+	—	—	Массово	+	+	+
Grindelia squarrosa (Savi) Ten.	+	—	—	Нередко	+	—	—
Helichrysum arenarium (L.) Moench	+	—	—	Редко	+	+	+
Hieracium umbellatum L.	+	—	—	»	+	+	+
H. virosum Pall.	+	+	—	Редко	+	+	+
H. largum Fries.	+	+	—	Нет	—	—	—
Inula helenium L.	+	—	+	Редко	+	+	+
I. salicina L.	+	—	+	Нет	—	—	—
I. britannica L.	+	+	+	Массово	+	+	—
Jurinea cyanoides (L.) Reichenb.	+	+	—	Редко	+	+	—
J. arachnoidea Bunge	+	+	—	Нет	+	—	—
J. ledebourii Bunge	+	—	—	»	—	—	—
Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey.	+	—	+	Массово	+	+	+
L. serriola L.	+	+	—	»	+	+	+
Lapsana communis L.	+	—	—	Изредка	—	+	+
Pterotheca sancta (L.) C. Koch.	+	—	—	Нет	+	—	—
Leontodon autumnalis L.	+	—	—	Нередко	+	+	+
Onopordum acanthium L.	+	—	—	Массово	+	+	+
Picris hieracioides L.	+	—	—	»	+	+	+
Pilosella officinarum F. Schultz. et Sch. Bip.	+	+	+	Редко	+	+	+
P. echioides (Lumn.) F. Schultz. et Sch. Bip.	+	+	—	»	+	+	+
P. praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.	+	+	—	?	—	+	+
Pulicaria vulgaris Gaertn.	+	—	—	Редко	+	—	+
Pyrethrum corymbosum (L.) Scop.	+	—	—	»	+	+	+

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Вид	Типы размножения			Толерантность к местообитаниям			
	семенной		вегетативный	урбанизированные	техногенные местообитания	искусственные лесные насаждения	агроценозы
	амфимиксис	апомиксис					
Tanacetum vulgare L.	+	—	+	Массово	+	+	+
T. millefolium (L.) Tzvel.	+	—	—	Нет	—	—	—
Scorzonera purpurea L.	+	—	—	»	—	+	—
S. stricta Hornem.	+	—	—	»	—	—	—
S. ensifolia Bieb.	+	—	+	»	—	—	—
S. taurica Bieb.	+	—	—	»	—	+	—
S. hispanica L.	+	—	—	»	—	+	—
Senecio jacobaea L.	+	—	—	Нередко	+	+	+
S. grandidentatus Ledeb.	+	—	+	»	+	—	—
S. pauciflorus S. G. Gmel.	+	—	—	Нет	—	—	—
Serratula cardunculus (Pall.) Schischk.	+	—	—	»	—	—	—
S. erucifolia (L.) Boriss.	+	—	—	»	—	—	—
Solidago virgaurea L.	+	—	—	Редко	+	+	+
Taraxacum serotinum (Waldst. et Kit.) Poir.	+	—	—	Изредка	+	+	—
T. officinale Web. ex Wigg.	+	+	—	Массово	+	+	+
T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz	+	—	—	Редко	+	—	—
Tripleurospermum perforatum (Mérat) M. Lainz	+	—	—	Массово	+	+	+
Tragopogon dubius Scop.	+	+	—	Нередко	+	+	+
T. ruthenicus Bess. ex Krasch. et S. Nikit.	+	—	—	Нет	+	+	—
T. podolicus (DC.) Artemcz.	+	—	—	?	+	+	—
Trommsdorfia maculata (L.) Bernh.	+	—	—	Нет	—	+	—
Tussilago farfara L.	+	—	—	Изредка	+	—	—
Sonchus asper (L.) Hill.	+	—	—	Массово	+	+	+
S. arvensis L.	+	—	+	»	+	+	+
S. palustris L.	+	—	+	Редко	—	—	—

Примечание. «?» — отсутствует в естественных местообитаниях в окрестностях Саратова.

ТАБЛИЦА 7

Анализ встречаемости способа семенного размножения у видов сем. *Asteraceae* на антропогенных биотопах в границах городской застройки

Способы размножения растений	Число видов	Число видов на антропогенных биотопах							
		массово		часто		редко		не встречаются	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Амфимиксис + вегетативный	60	16	26.67	7	11.67	16	26.67	21	35.0
Только амфимиксис	49	12	24.49	5	10.2	14	28.57	18	36.73
Апомиксис + вегетативный	15	3	20.00	4	26.67	6	40.00	2	13.33
Только факультативный апомиксис	13	2	15.38	4	30.77	5	38.46	2	15.38

ТАБЛИЦА 8

Анализ толерантности к различным типам неурбанизированных антропогенных биотопов исследованных видов сем. *Asteraceae* с различными способами размножения

Способы размножения растений	Число видов	Число видов на антропогенных биотопах					
		техногенные местообитания		искусственные лесные насаждения		агроценозы	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%
Амфимиксис + вегетативный	60	42	67.74	37	59.68	28	45.16
Только амфимиксис	50	35	70.00	30	60.00	22	44.00
Апомиксис + вегетативный	18	13	72.22	15	83.33	10	55.55
Только факультативный апомиксис	16	11	68.75	13	81.25	9	56.25

добными биоморфами в агроценозах нет. В то же время среди исследованных амфимиктичных видов их доля высока (табл. 7), а среди известных апомиктичных видов растений однолетники вообще не отмечены (Рубцова, 1989).

При исключении из списка видов, размножающихся вегетативно и переходящих на техногенные биотопы, искусственные лесонасаждения и агроценозы, так же как в случае с урбанизированными территориями, различия между апомиктичными и амфимиктичными видами в толерантности к антропогенным местообитаниям еще более усугубляются.

Таким образом, по всем 4 основным типам антропогенно трансформированных биотопов выявлена большая толерантность апомиктичных видов. В целом на исследованных антропогенно трансформированных биотопах встречается около 40 % амфимиктичных и около 90 % апомиктичных видов. Это указывает на большую толерантность к антропогенно трансформированным территориям видов сем. *Asteraceae*, способных к апомиктичному размножению, чем видов семейства, не обладающих такой способностью.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М. А. Толерантность к урбанизированной среде видов сосудистых растений флоры окрестностей г. Саратова // Аридные экосистемы. 1997. № 6—7. С. 66—71.

Березуцкий М. А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 77—83.

Добрыничева Н. В., Кочанова И. С., Кашин А. С. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях ряда видов *Asteraceae* // Изв. Саратовск. ун-та. Сер. Химия, биология, экология. 2005. Т. 5. Вып. 2. С. 50—52.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П. и др. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1976. Вып. 2. С. 60—69; 1983. Вып. 3. С. 48—62; 1984. Вып. 4. С. 29—49.

Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис: анализ причин и последствий реализации у цветковых на примере популяций некоторых видов *Asteraceae*: Дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2004. 390 с.

Кашин А. С., Демочко Ю. А. Семенная продуктивность в апомиктичных и половых популяциях некоторых видов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 42—56.

Кашин А. С., Демочко Ю. А., Мартынова В. С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 35—54.

Кашин А. С., Добрыничева Н. В., Кочанова И. С. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях ряда видов *Asteraceae* из Саратовской области // Бюл. бот. сада. СГУ. Саратов, 2004. Вып. 3. С. 124—130.

Кашин А. С., Чернышова М. В. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 14—24.

Кашин А. С., Шишкинская Н. А. Апомиксис. Саратов, 1999. 102 с.

Конспект флоры Саратовской области. Саратов, 1983. Ч. 3. 108 с.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Лакшманан К. К., Амбегаокар К. Б. Полиэмбриония // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. Т. 2. С. 5—38.

Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. Т. 2. С. 39—91.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.

Пулькина С. В., Тупицына Н. Н. Полиплоидные комплексы в роде *Hieracium* L. (*Asteraceae*) // Turczaninowia. 2000. Т. 3. Вып. 4. С. 79—81.

Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989. 154 с.

Сравнительная эмбриология цветковых. Л., 1981—1990. Т. 1—5.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Новый подход к использованию антморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюл. бот. сада СГУ. Саратов, 2003. Вып. 2. С. 180—187.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2005. 148 с.

Юдакова О. И., Лобанова Л. П. Пролиферация эндотелия: причины и следствия // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 63—70.

Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.

Brummitt R. K. Vascular plant families and genera. Whitstable, Kent, 1992. 804 p.

Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newslet. 1995. N 8. P. 39—53.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51—94.

Carman J. G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 218—245.

Grant V. Plant speciation. New York, 1981. 563 p.

Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27. N 6. P. 1136—1139.

SUMMARY

Seed productivity was analyzed under three regimes of flowering in 109 natural populations of 69 species of 36 *Asteraceae* genera in the Saratov Region. In most studied populations, amphymictic allogamous seed development was observed. Apomictic seeds were formed in the populations of *Taraxacum officinale*, *Pilosella officinarum*, *Hieracium virosum*, *Pilosella echioides*, *P. praealta*, *Jurinea cyanoides*, *Chondrilla juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. latifolia*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Inula britannica*. The apomixis can be assumed to slightly show itself also in populations of *Scorzonera stricta*, *S. taurica*, *Tripleurospermum perforatum*, *Onopordum acanthium* and *Erigeron acris*. Gametophytic apomixis has been recorded for the first time in *Chondrilla canescens*, *C. latifolia*, *Tragopogon dubius*, *L. serriola*, *J. cyanoides*, *I. britanica* and *P. echioides*. Plants from population of *Pulicaria vulgaris*, *Lactuca serriola*, *Erigeron acris*, *Tripleurospermum perforatum*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Tragopogon dubius*, *Arctium tomentosum*, *Serratula erucifolia*, *Arctium lappa*, *Lapsana communis*, and in some cases of *Chondrilla juncea*, had high seed set when nonemasculated flowers bloomed isolated, but seeds did not form under the regime of flowering without pollen. Populations of *Pulicaria vulgaris* and *Onopordum acanthium* are, most probably, obligately autogamous. The other mentioned populations are facultatively allogamous. The adaptive potential of species capable of apomictic reproduction. It was shown to be higher than that of obligately sexual species when exploration of anthropogenic territories takes place.

УДК 630*182.2 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 9

© Н. С. Иванова

ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА В ЛЕСАХ ЗАПАДНЫХ НИЗКОГОРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА

N. S. IVANOVA. DYNAMICS OF PRODUCTIVITY OF HERB-SUBSHRUB LAYER IN THE FORESTS OF THE WESTERN FOOTHILLS OF THE SOUTH URALS

Ботанический сад УрО РАН
620134 Екатеринбург, ул. Билимбаевская, 32а
E-mail: i.n.s@bk.ru

Поступила 11.12.2006

Приведены результаты изучения продуктивности травяно-кустарничкового яруса в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев одного коренного типа леса западных низкогорий Южного Урала: ельников чернично-зеленомошных. Рассмотрены субкоренные ельники (140—160-летнего возраста), послерубочные (производные) ельники и пихтарники (50—160-летнего возраста), коротко-производные березняки (5—100 лет), длительно-производные березняки (20—100 лет) и устойчиво-производные осинники (8—110 лет). Выявлены особенности продуктивности травяно-кустарничкового яруса в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев.

Ключевые слова: темнохвойные леса, нижние ярусы, продуктивность, восстановительно-возрастная динамика.

Интегральной характеристикой развития и фитоценотической роли растений разных видов является их продуктивность. Она представляет собой результат комплексного влияния всех факторов среды, определяющих жизнедеятельность растений (Лавренко, 1959; Родин и др., 1968). Это определяет важность данного показателя для характеристики структуры растительных сообществ, их устойчивости и динамики.

Изучению продуктивности лесов посвящены многочисленные исследования как в нашей стране (Уткин, 1970; Гортинский и др., 1975; Поздняков, 1975; Базилевич, 1993; Усольцев, 1998, 2003), так и за рубежом (Cannell, 1982; Kimmins et al., 1985; Palumets, 1991). Традиционно, при изучении продуктивности лесной растительности основное внимание уделяется древостою, эдификатору сообществ, формирующему максимальную фитомассу. Травянистый ярус детально изучен для степных и луговых экосистем (Куркин, 1976; Радченко, 1983; Мадаминов, Киго, 1989; Абрамчук, Горчаковский, 1998; Игошева, 2001), т. е. сенокосных угодий и пастбищ. В лесах продуктивность травяно-кустарничкового яруса изучена недостаточно. Можно отметить лишь отдельные исследования, посвященные этому вопросу (Поздняков и др., 1969; Казимиров, Морозова, 1973; Габеев, 1976; Тужилкина, 1977; Семечкина, 1978; Чертовской и др., 1978; Бобкова, 1994; Burrows et al., 2003). В этих работах приводятся сведения о продуктивности нижних ярусов на отдельных (случайных) возрастных стадиях древостоя, в то время как практически все леса в настоящее время представляют собой очень динамичные серийные растительные сообщества. Приведенные данные содержат лишь ничтожную часть информации о закономерностях формирования фитомассы подчиненных ярусов под пологом древостоев. Необходим новый подход к изучению продуктивности лесной растительности, отражающий ее динамику, позволяющий корректно оценить не только продуктивность отдельных фитоценозов, но и всех восстановительно-возрастных состояний, позволяющий делать прогнозы на будущее. В настоящее время для этого подготовлена хорошая теоретическая база (Сукачев, 1942; Сочава, 1944; Колесников, 1956, 1958; Смолоногов, 1960; Санников, 1970; Синельщикова, 1973; Смолоногов, Шихов, 1987; Цветков, 1989; Фильрозе и др., 1999). В этих работах разработаны принципы и методы изучения динамичной серийной растительности. Введены понятия «направление лесовозобновления», «эколого-динамические ряды возобновления и развития биогеоценозов», «категории вырубок», «типы формирования насаждений».

Цель нашей работы — выявление особенностей продуктивности травяно-кустарничкового яруса под пологом субкоренных ельников, послерубочных ельников и пихтарников, коротко- и длительно-производных березняков и устойчиво-производных осинников в процессе их восстановительно-возрастных смен в западных низкогорьях Южного Урала.

Материал и методика

Исследования (1991—1996 гг.) проводились на территории лесов Катав-Ивановского лесхоза Челябинской обл., типичных для западных низкогорий Южного Урала: Уральская лесная область, Юрюзанско-Верхнеайская провинция горных южнотаежных и смешанных лесов (Колесников, 1969). Климат района исследований умеренно холодный, достаточно влажный. Среднегодовая температура, по многолетним данным метеостанции «Катав-Ивановская» (Метеорологический ежемесячник, 1975—1994), составляет +2.1, января — около –12.5. Средняя температура за май, июнь, июль +14.4 °С. Средняя продолжительность безморозного периода 120 дней. Годовое количество осадков составляет в среднем 580—680 мм.

Исследованиями охвачены преобладающие лесорастительные условия (занимают 74 % площади (Андреев, 1998)) — пологие склоны нижнего высотного пояса. Здесь распространены серые и бурые горно-лесные почвы. Бурые почвы характеризуются бурой окраской профиля, светлеющей к почвообразующей породе, либо остающейся красновато-бурой в случае развития на красноцветных глинистых сланцах и кварцитах (бурые литогенные почвы). В серых лесных почвах присутствует оподзоленный горизонт (A_2 либо A_2B). Все почвы хорошо дренированы за счет склонового положения и нередко высокой щебнистости (Новгородова, Андреев, 1997). В этих условиях коренными являются ельники чернично-зеленомошные (Piceetum myrtilloso-hylocomiosum), особенностями их послерубочной динамики и посвящена данная статья. Древесный ярус этих лесов представлен елью (*Picea obovata* Ledeb.) и пихтой (*Abies sibirica* Ledeb.) в разных соотношениях, встречается также береза (*Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth.). В нижних ярусах доминирует мелкотравно-зеленомошный покров из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum* sp., *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Equisetum sylvaticum*, *Oxalis acetosella*. Производные леса представлены березняками, осинниками и сосняками. Структура подчиненных ярусов этих лесов вариабельна и малоизучена.

Для изучения особенностей продуктивности травяно-кустарничкового яруса под пологом древостоев были заложены в субкоренных темнохвойных лесах и производных от них сообществах пробные площади (0.5 га). Все они заложены в одном типе лесорастительных условий (согласно классификации Е. М. Фильрозе (1967, 1972, 1986)) — на пологих склонах крутизной 1—2° с мощными почвами (более 50 см) на высоте 400—500 м над ур. м. Мощные почвы обеспечивают устойчивый режим увлажнения. Вогнутые и выпуклые склоны из анализа исключались.

Все многообразие изученных фитоценозов сгруппировано в эколого-динамические ряды развития сообществ. Внутри рядов фитоценозы сгруппированы по возрасту древостоя. Такой подход к изучению дигрессивно-демутационных смен в лесах (с выделением спектра рядов развития сообществ) становится все более распространенным и дает хорошие результаты (Санников, 1970; Цветков, 1989; Ипатов, 1990; Фильрозе и др., 1999, 2000). В результате нами выделены и изучены следующие эколого-динамические ряды развития биогеоценозов (табл. 1): субкоренные ельники (140—160-летнего возраста), послерубочные (производные) ельники и пихтарники (50—160-летнего возраста), коротко-производные березняки (5—100 лет), длительно-производные березняки (20—100 лет) и устойчиво-производные осинники (8—110 лет). К субкоренным ельникам мы относим 140—160-летние темнохвойные леса, которые незначительно пострадали от рубок, пожаров и сохранили первозданную структуру древостоя и подчиненных ярусов. К послерубочным (производным) ельникам и пихтарникам относим темнохвойные леса различного возраста, которые сформировались после рубок, пожаров, подвержены выпасу скота и имеют нарушенную структуру древостоя и подчиненных ярусов. К коротко-производным березнякам — послерубочные смешанные леса, в древостое которых преобладает береза пушистая и бородавчатая, присутствует ель сибирская, пихта сибирская, а под пологом имеется обильный жизнеспособный подрост темнохвойных видов. Под пологом длительно-производных березняков подрост ели сибирской практически отсутствует. К устойчиво-производным осинникам отнесены леса, в древостое которых явно доминирует осина, а в подросте отсутствуют жизнеспособные экземпляры темнохвойных видов.

Таксационные характеристики древесного яруса на пробных площадях получены Г. В. Андреевым (Андреев, Иванова, 1999; Иванова, Андреев, 1999) и приведены в табл. 1.

В качестве основного показателя биологической продуктивности была принята величина фитомассы, характеризующая общее количество вещества в растительных организмах, накопленного на единицу площади к данному времени, в пределах данного растительного сообщества (Лавренко, 1959; Родин и др., 1968). Учет запаса фитомассы травяно-кустарничкового покрова на пробных площадях проводился

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя и общей продуктивности (г/м^2 абсолютно сухое состояние) травяно-кустарничкового яруса изученных участков

Эколого-динамический ряд	Субкоренные ельники		Послерубочные ельники и пихтарники					
Номер пробной площади								
полевой	107	22	130	115	111	120	57	110
табличной	1	2	3	4	5	6	7	8
Возраст древостоя, лет	160	140	50	50	55	65	70	160
Абсолютная полнота, м^2/га	32.7	23.4	19.3	21.4	24.7	28.4	20.8	25.2
Относительная полнота	1.0	0.9	0.89	1.17	1.09	0.84	0.86	0.67
Состав по запасу	8Е1П1Б	3Е5П2Б	5Е5П+С,Б	1Е7П2Б+С	5Е1П1С3Б+Ос	3Е3П2С2Б	4Е3С3Б+П	5Е3П2Лп+Б
Фитомасса травяно-кустарничкового яруса, г/м^2	32.8	38.0	24.6	55.5	58.9	53.6	78.0	65.1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Эколого-динамический ряд	Коротко-производные березняки				Длительно-производные березняки				Устойчиво-производные осинники			
Номер пробной площади												
полевой	72	36	20	49	58	113	15	101	108	102	61	103
табличной	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Возраст древостоя, лет	5	20	80	100	20	35	50	100	8	20	65	110
Абсолютная полнота, м^2/га	—	16.1	28.2	35.7	5.4	18.5	29.5	20.7	—	—	28.3	28.4
Относительная полнота	—	0.98	1.2	1.3	0.6	0.83	1.09	1.08	—	—	0.94	0.81
Состав по запасу	—	3П1С6Б+Е	3Е2П1С4Б	5Е1П4Б	1Е9Б+П	1Е9Б	10Б+С,П	2С7Б1Ос	—	1П1Б8Ос+Е	1П1Б8Ос	1Б9Ос+Е,П
Фитомасса травяно-кустарничкового яруса, г/м^2	99.1	55.7	39.2	41.6	100.1	78.0	31.2	57.7	96.8	85.8	148.6	223.0

на 10—25 учетных площадках размером 0.5 × 0.5 м в период максимального развития травостоя (в июле). Укосы разбирались по видам растений, высушивались до абсолютно сухого состояния и взвешивались.

На основе данных по фитомассе видов рассчитан для изученных сообществ индекс разнообразия Симпсона (Бигон и др., 1989; Peet, 1974);

$$H = 1/\sum P_i^2,$$

где P_i — доля вида в общей фитомассе. Для их расчета использованы значения фитомассы всех встреченных на пробных площадях видов (как обильных, так и малообильных). Из формулы индекса Симпсона видно, что его величина зависит от видового богатства и от равномерности в соотношении обилий (фитомассы) отдельных видов. При постоянном числе видов индекс Симпсона возрастает с увеличением выровненности в количественном соотношении разных видов, а при постоянной выровненности — с ростом видового разнообразия. Оценить равномерность в соотношении обилий можно с помощью индекса выровненности Симпсона:

$$E = H/H_{\max} = H/S,$$

где S — общее число видов в сообществе. Этот индекс принимает значения от 0 до 1.

Также на основе данных продуктивности видов травяно-кустарничкового яруса в программе STATISTICA 6.0 рассчитаны меры расстояний Эвклида между изучаемыми лесами и проведен кластерный анализ. Этот индекс наиболее часто используется исследователями для оценки различия изучаемых объектов (Василевич, 1969). Для его расчета использованы не истинные значения массы видов, а ее квадратные корни, что считается более правильным (Уланова, 1995).

Результаты и обсуждение

В изученных лесах общая продуктивность травяно-кустарничкового яруса варьирует от 24.6 до 233.0 г/м^2 в абсолютно сухом состоянии (табл. 1). Под пологом субкоренных ельников общая фитомасса травяно-кустарничкового яруса составляет 32.6—37.8 г/м^2 в абсолютно сухом состоянии. После сплошных вырубок продуктивность травяно-кустарничкового яруса возрастает во всех изученных нами эколого-динамических рядах развития сообществ: в производных темнохвойных лесах — до 53.6—77.9 г/м^2 (пониженное значение общей фитомассы отмечено только для одного производного ельника (пробная площадь № 3), что связано, видимо, с выпасом); в коротко-производных березняках — до 41.9—99.1 г/м^2, в длительно-производных березняках — до 57.7—100.1; в устойчиво-производных осинниках — до 96.8—233.0 г/м^2 (пониженные значения фитомассы отмечены только для подверженного выпасу длительно-производного березняка: пробная площадь № 15) (табл. 1). Под пологом коротко- и длительно-производных березняков прослеживается тенденция к восстановлению уровня продуктивности нижних ярусов (в коротко-производных лесах — быстрее, в длительно-производных — медленнее). В устойчиво-производных осинниках эта тенденция не обнаружена.

Некоторые тенденции динамики продуктивности травяно-кустарничкового яруса можно выявить на основе анализа изменений индекса разнообразия Симпсо-

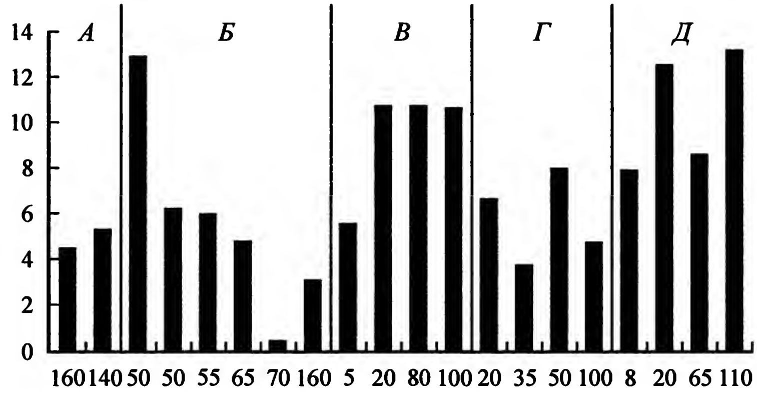


Рис. 1. Изменение значений индекса разнообразия Симпсона в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев.

Здесь и на рис. 2—4: *А* — субкоренные ельники, *Б* — послерубочные (производные) ельники и пихтарники, *В* — коротко-производные березняки, *Г* — длительно-производные березняки, *Д* — устойчиво-производные осинники. По оси абсцисс — возраст древостоя, лет, по оси ординат — значения индекса разнообразия Симпсона.

на и индекса выровненности Симпсона, рассчитанных по данным продуктивности отдельных видов. Из рис. 1 и 2 видно, что эти индексы, рассчитанные для производных лесов, могут как возрастать, так и уменьшаться по сравнению с субкоренными ельниками, но отдельные закономерности динамики выделяются достаточно четко.

1. Наибольшие колебания значений как индекса разнообразия, так и индекса выровненности отмечаются для послерубочных темнохвойных лесов, подверженных выпасу, пожарам.

2. В коротко-производных лесах в процессе их восстановительно-возрастных смен (восстановления эдификаторной роли ели сибирской и пихты сибирской) выровненность и разнообразие увеличиваются.

3. Устойчиво-производные осинники на всем протяжении их восстановительно-возрастных смен характеризуются повышенными значениями индексов разнообразия и выравненности.

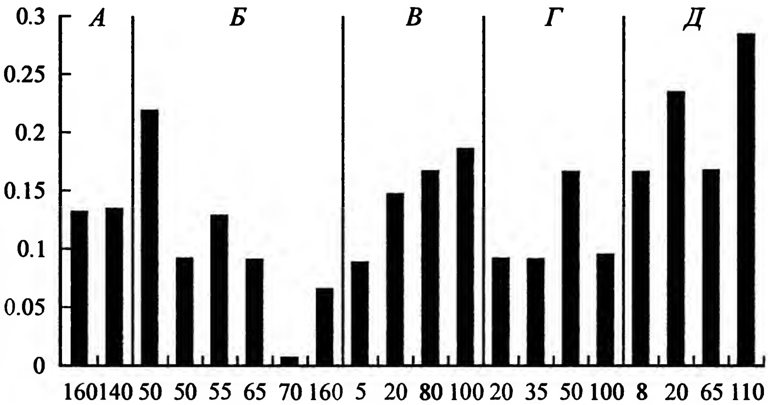


Рис. 2. Изменение значений индекса выровненности Симпсона в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев.

По оси абсцисс — возраст древостоя, лет, по оси ординат — значения индекса выровненности Симпсона.

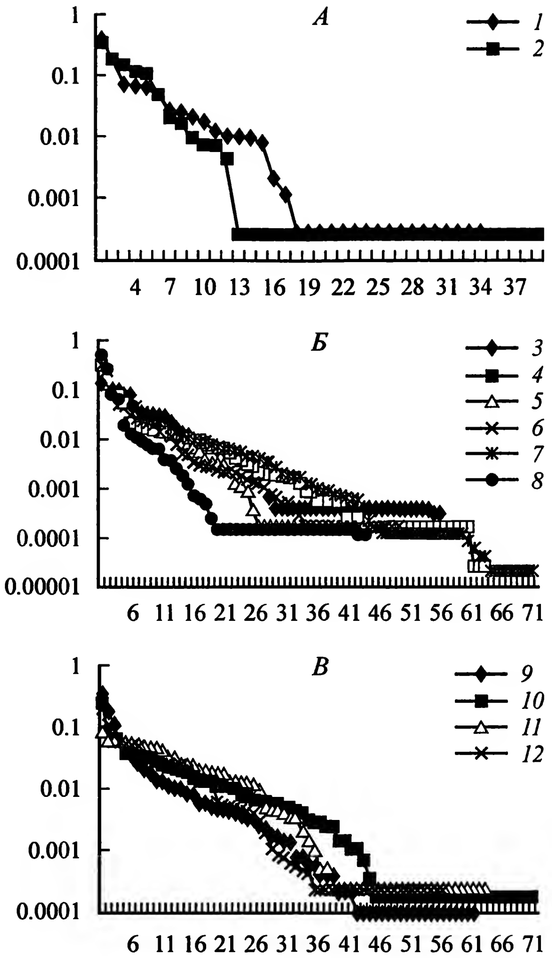


Рис. 3. Ранговое распределение фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса для изученных лесов.

По оси абсцисс — ранг видов, по оси ординат — доля видов в фитомассе. *1—20* — номера пробных площадей. *А — В* — см. подписи к рис. 1.

Описание структуры сложного сообщества только по показателям видового разнообразия или выравненности несостоятельно из-за потери при этом огромного количества информации. График рангового распределения фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса позволяет глубже проанализировать соотношения массы разных видов в сообществах и их динамику в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев (рис. 3). Из рис. 3 видно, что во всех изученных лесах произрастающие виды вносят совершенно разный вклад в продуктивность травяно-кустарничкового яруса. Большинство видов во всех изученных сообществах имеет небольшую фитомассу. Их вклад в продуктивность сообщества невелик. В изученных лесах (рис. 3) в травяно-кустарничковом ярусе отмечено 34—75 видов. Из них только 1—5 видов имеют долю больше 0.1. Подавляющее большинство видов имеют долю менее 0.001.

Обращает на себя внимание, что для субкоренных ельников графики рангового распределения фитомассы видов (рис. 3, *А*) более короткие и более крутые по сравнению с графиками для производных лесов (рис. 3, *Б—Д*). Кроме того, они как бы

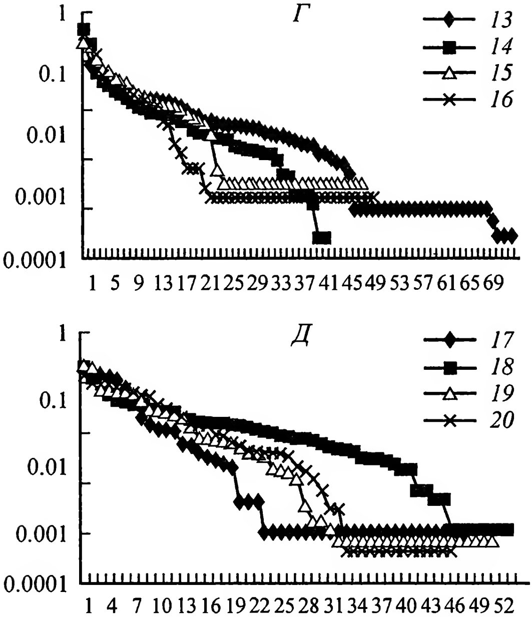


Рис. 3 (*продолжение*).

разделены на две части: в первой расположены виды, вносящие значимый вклад в продуктивность сообщества; во второй — виды очень малообильные. Для производных лесов графики рангового распределения фитомассы видов более растянутые и пологие, без резких падений обилия видов. Здесь наряду с доминантами (1—3 вида) присутствует до 26 видов трав, доля которых больше 0.01. Исключения составляют: неоднократно горевшие послерубочные ельники (пр. пл. № 8 и 5), где пожары привели к нивелировке видов; длительно-производные березняки 100-летнего (пр. пл. № 16) и 50-летнего возраста (пр. пл. №15); устойчиво-производные осинники 8-летний (пр. пл. № 17), 65-летний (пр. пл. № 19) и 110-летний (пр. пл. № 20). Эти графики в средней своей части оказываются самыми нижними.

Наиболее пологие графики рангового распределения фитомассы видов имеют: 20- и 80-летние коротко-производные березняки (пр. пл. № 10 и 11), 20-летний устойчиво-производных осинник (пр. пл. № 18), 20-летний длительно-производный березняк (пр. пл. № 13) и 70-летний послерубочный и подверженный выпасу очень мозаичный ельник (пр. пл. № 7). Таким образом, наиболее пологие графики рангового распределения фитомассы видов характерны для 20-летних производных лесов (коротко-, длительно-, устойчиво-производных березняков и осинников). Причем для коротко-производных березняков такой вид графика сохраняется до 80-летнего возраста.

Графики рангового распределения фитомассы видов абстрактно отражают сложную структуру сообществ и удобны для сравнения, но информация о конкретных видах, изменении их обилия в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев остается скрытой. Объем статьи не позволяет привести данные продуктивности всех видов травяно-кустарничковых растений, и мы приводим продуктивность только наиболее обильных видов, имеющих ранг 1—7 (табл. 2). Суммарная фитомасса этих видов составляет 44.4—95.0 % от общей фитомассы травяно-кустарничкового яруса (рис. 4).

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность наиболее обильных видов травяно-кустарничкового яруса (абс. сухое состояние) (K_v — коэффициент вариации)

№ пр. пл.	Ранги						
	1	2	3	4	5	6	7
1	*Lycopodium clavatum* 41.55 %; 13.62 г/м^2 K_v = 123	*Calamagrostis arundinacea* 18.23 %; 5.98 г/м^2 K_v = 206	*Ajuga reptans* 7.25 %; 2.38 г/м^2 K_v = 164	*Dryopteris expansa* 6.78 %; 2.22 г/м^2 K_v = 224	*Equisetum sylvaticum* 6.42 %; 2.10 г/м^2 K_v = 218	*Phegopteris connectilis* 4.56 %; 1.50 г/м^2 K_v = 198	*Rubus saxatilis* 2.68 %; 0.88 г/м^2 K_v = 96
2	*Equisetum sylvaticum* 32.99 %; 12.54 г/м^2 K_v = 169	*Athyrium filix-femina* 18.15 %; 6.9 г/м^2 K_v = 346	*Calamagrostis arundinaceae* 14.50 %; 5.51 г/м^2 K_v = 177	*Lycopodium annotinum* 11.40 %; 4.33 г/м^2 K_v = 225	*Lycopodium clavatum* 10.82 %; 4.11 г/м^2 K_v = 204	*Dryopteris carthusiana* 4.90 %; 1.86 г/м^2 K_v = 346	*Luzula pilosa* 2.03 %; 0.77 г/м^2 K_v = 154
3	*Ajuga reptans* 13.50 %; 3.32 г/м^2 K_v = 121	*Calamagrostis arundinacea* 11.25 %; 2.77 г/м^2 K_v = 131	*Carex pilosa* 10.86 %; 2.67 г/м^2 K_v = 98	*Deschampsia caespitosa* 10.57 %; 2.6 г/м^2 K_v = 214	*Rubus saxatilis* 8.81 %; 2.17 г/м^2 K_v = 166	*Carex pallescens* 8.10 %; 1.99 г/м^2 K_v = 224	*Majanthemum bifolium* 4.16 %; 1.02 г/м^2 K_v = 144
4	*Calamagrostis arundinacea* 29.15 %; 16.16 г/м^2 K_v = 158	*Carex pilosa* 24.38 %; 13.52 г/м^2 K_v = 115	*Aegopodium podagraria* 9.09 %; 5.04 г/м^2 K_v = 304	*Ajuga reptans* 7.86 %; 4.36 г/м^2 K_v = 143	*Equisetum sylvaticum* 5.42 %; 3.01 г/м^2 K_v = 229	*Pyrola minor* 1.90 %; 1.06 г/м^2 K_v = 341	*Solidago virgaurea* 1.84 %; 1.02 г/м^2 K_v = 299
5	*Calamagrostis arundinaceae* 31.83 %; 18.73 г/м^2 K_v = 81	*Carex pilosa* 21.73 %; 12.79 г/м^2 K_v = 84	*Brachypodium pinnatum* 9.63 %; 5.67 г/м^2 K_v = 119	*Ajuga reptans* 5.01 %; 2.95 г/м^2 K_v = 49	*Aconitum excelsum* 4.25 %; 2.5 г/м^2 K_v = 200	*Stachys sylvatica* 3.87 %; 2.28 г/м^2 K_v = 200	*Deschampsia caespitosa* 3.79 %; 2.23 г/м^2 K_v = 120
6	*Calamagrostis arundinacea* 38.72 %; 20.75 г/м^2 K_v = 152	*Carex pilosa* 21.40 %; 11.47 г/м^2 K_v = 141	*Vaccinium myrtillus* 9.59 %; 5.14 г/м^2 K_v = 204	*Veratrum lobelianum* 4.83 %; 2.59 г/м^2 K_v = 348	*Succisa pratensis* 4.58 %; 2.45 г/м^2 K_v = 224	*Brachypodium pinnatum* 3.04 %; 1.63 г/м^2 K_v = 251	*Aconitum excelsum* 2.51 %; 1.35 г/м^2 K_v = 447

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ пр. пл.	Ранги						
	1	2	3	4	5	6	7
7	*Filipendula ulmaria* 30.68 %; 23.95 г/м^2 K_v = 266	*Carex pilosa* 8.57 %; 6.69 г/м^2 K_v = 154	*Aconitum excelsum* 7.79 %; 6.08 г/м^2 K_v = 218	*Carex rhizina* 7.31 %; 5.71 г/м^2 K_v = 286	*Calamagrostis arundinacea* 6.57 %; 5.13 г/м^2 K_v = 190	*Alchemilla* 4.72 %; 3.69 г/м^2 K_v = 191	*Brachypodium pinnatum* 4.64 %; 3.62 г/м^2 K_v = 185
8	*Carex pilosa* 50.12 %; 32.64 г/м^2 K_v = 10	*Calamagrostis arundinacea* 26.79 %; 17.45 г/м^2 K_v = 140	*Brachypodium pinnatum* 7.85 %; 5.11 г/м^2 K_v = 140	*Athyrium filix-femina* 5.93 %; 3.86 г/м^2 K_v = 205	*Ajuga reptans* 1.87 %; 1.22 г/м^2 K_v = 117	*Melica nutans* 1.33 %; 0.86 г/м^2 K_v = 161	*Stellaria holostea* 1.13 %; 0.74 г/м^2 K_v = 158
9	*Calamagrostis arundinacea* 35.62 %; 35.3 г/м^2 K_v = 80	*Phalaroides arundinacea* 17.78 %; 17.62 г/м^2 K_v = 205	*Calamagrostis epigeios* 11.65 %; 11.54 г/м^2 K_v = 357	*Carex pallescens* 6.56 %; 6.5 г/м^2 K_v = 288	*Polygonum bistorta* 4.38 %; 4.34 г/м^2 K_v = 183	*Filipendula ulmaria* 3.19 %; 3.16 г/м^2 K_v = 285	*Chamerion angustifolium* 2.62 %; 2.5 г/м^2 K_v = 272
10	*Carex pilosa* 24.97 %; 13.9 г/м^2 K_v = 87	*Rubus saxatilis* 9.2 %; 5.12 г/м^2 K_v = 144	*Brachypodium pinnatum* 9.09 %; 5.06 г/м^2 K_v = 94	*Geranium sylvaticum* 6.29 %; 3.5 г/м^2 K_v = 229	*Calamagrostis arundinacea* 3.95 %; 2.2 г/м^2 K_v = 177	*Dryopteris filix-mas* 3.66 %; 2.04 г/м^2 K_v = 325	*Aconitum excelsum* 3.59 %; 2.0 г/м^2 K_v = 227
11	*Dryopteris filix-mas* 8.77 %; 3.44 г/м^2 K_v = 310	*Brachypodium pinnatum* 6.17 %; 2.42 г/м^2 K_v = 369	*Ajuga reptans* 6.02 %; 2.36 г/м^2 K_v = 110	*Prunella vulgaris* 5.97 %; 2.34 г/м^2 K_v = 122	*Asarum europaeum* 5.97 %; 2.34 г/м^2 K_v = 203	*Aconitum excelsum* 5.76 %; 2.26 г/м^2 K_v = 277	*Athyrium filix-femina* 5.71 %; 2.24 г/м^2 K_v = 447
12	*Stellaria bungeana* 20.63 %; 8.58 г/м^2 K_v = 165	*Calamagrostis arundinacea* 16.08 %; 6.68 г/м^2 K_v = 199	*Aconitum excelsum* 8.91 %; 3.71 г/м^2 K_v = 277	*Milium effusum* 5.88 %; 2.44 г/м^2 K_v = 295	*Circaea alpina* 5.40 %; 2.24 г/м^2 K_v = 228	*Carex pilosa* 5.25 %; 2.18 г/м^2 K_v = 287	*Asarum europaeum* 4.98 %; 2.07 г/м^2 K_v = 283
13	*Brachypodium pinnatum* 35.45 %; 35.47 г/м^2 K_v = 76	*Carex pilosa* 8.77 %; 8.77 г/м^2 K_v = 93	*Calamagrostis arundinacea* 8.21 %; 8.22 г/м^2 K_v = 167	*Festuca gigantea* 5.17 %; 5.17 г/м^2 K_v = 168	*Aegopodium podagraria* 4.85 %; 4.86 г/м^2 K_v = 68	*Alchemilla* 4.55 %; 4.55 г/м^2 K_v = 286	*Equisetum sylvaticum* 3.32 %; 3.32 г/м^2 K_v = 241
14	*Carex pilosa* 45.95 %; 35.85 г/м^2 K_v = 49	*Calamagrostis arundinacea* 22.6 %; 17.63 г/м^2 K_v = 92	*Brachypodium pinnatum* 5.72 %; 4.47 г/м^2 K_v = 173	*Betonica officinalis* 3.75 %; 2.93 г/м^2 K_v = 185	*Aegopodium podagraria* 3.22 %; 2.51 г/м^2 K_v = 112	*Digitalis grandiflora* 2.42 %; 1.89 г/м^2 K_v = 270	*Ajuga reptans* 2.16 %; 1.68 г/м^2 K_v = 124

15	*Brachypodium pinnatum* 24.23 %; 7.55 г/м^2 K_v = 120	*Carex pilosa* 20.21 %; 6.29 г/м^2 K_v = 100	*Aconitum excelsum* 11.24 %; 3.5 г/м^2 K_v = 222	*Aegopodium podagraria* 6.77 %; 2.11 г/м^2 K_v = 138	*Calamagrostis arundinacea* 6.45 %; 2.01 г/м^2 K_v = 224	*Ajuga reptans* 4.54 %; 1.41 г/м^2 K_v = 112	*Fragaria vesca* 3.85 %; 1.2 г/м^2 K_v = 173
16	*Caex pilosa* 37.06 %; 21.38 г/м^2 K_v = 125	*Carex pallescens* 22.11 %; 12.76 г/м^2 K_v = 180	*Aconitum excelsum* 14.39 %; 8.30 г/м^2 K_v = 224	*Calamagrostis arundinacea* 5.18 %; 2.99 г/м^2 K_v = 165	*Stellaria holostea* 3.74 %; 2.16 г/м^2 K_v = 36	*Cerastium pauciflorum* 2.69 %; 1.55 г/м^2 K_v = 114	*Rubus saxatilis* 2.48 %; 1.43 г/м^2 K_v = 126
17	*Calamagrostis arundinacea* 18.38 %; 17.79 г/м^2 K_v = 106	*Geum rivale* 16.82 %; 16.28 г/м^2 K_v = 92	*Calamagrostis epigeios* 14.95 %; 14.47 г/м^2 K_v = 165	*Filipendula ulmaria* 13.44 %; 13.01 г/м^2 K_v = 76	*Polygonum bistorta* 12.02 %; 11.63 г/м^2 K_v = 112	*Juncus effusus* 8.32 %; 8.06 г/м^2 K_v = 202	*Carex atherodes* 5.74 %; 5.56 г/м^2 K_v = 156
18	*Calamagrostis arundinacea* 21.22 %; 18.2 г/м^2 K_v = 84	*Brachypodium pinnatum* 11.57 %; 9.92 г/м^2 K_v = 113	*Aconitum excelsum* 8.04 %; 6.9 г/м^2 K_v = 248	*Carex pilosa* 5.67 %; 4.86 г/м^2 K_v = 175	*Pulmonaria obscura* 4.48 %; 3.84 г/м^2 K_v = 146	*Stachys sylvatica* 4.08 %; 3.5 г/м^2 K_v = 226	*Geum rivale* 3.66 %; 3.14 г/м^2 K_v = 219
19	*Aconitum excelsum* 22.20 %; 32.99 г/м^2 K_v = 99	*Stachys sylvatica* 20.31 %; 30.18 г/м^2 K_v = 176	*Dryopteris filix-mas* 7.19 %; 10.68 г/м^2 K_v = 400	*Stellaria bungeana* 7.13 %; 10.59 г/м^2 K_v = 63	*Crepis paludosa* 6.43 %; 9.56 г/м^2 K_v = 132	*Geum rivale* 6.33 %; 9.41 г/м^2 K_v = 211	*Aegopodium podagraria* 60.7 %; 9.03 г/м^2 K_v = 163
20	*Aconitum excelsum* 13.92 %; 32.44 г/м^2 K_v = 112	*Stachys sylvatica* 9.82 %; 22.89 г/м^2 K_v = 97	*Calamagrostis arundinacea* 9.79 %; 22.82 г/м^2 K_v = 206	*Geum rivale* 9.51 %; 22.16 г/м^2 K_v = 147	*Calamagrostis epigeios* 8.45 %; 19.68 г/м^2 K_v = 183	*Geranium sylvaticum* 8.12 %; 18.92 г/м^2 K_v = 191	*Cirsium heterophyllum* 6.43 %; 14.98 г/м^2 K_v = 136

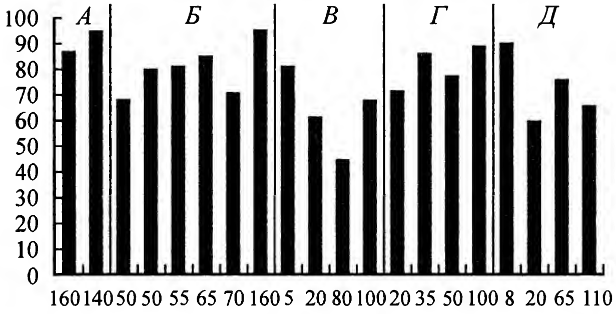


Рис. 4. Суммарная продуктивность (%) семи наиболее обильных видов травяно-кустарничкового яруса в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев.

По оси абсцисс — возраст древостоя, лет, по оси ординат — доля массы 7 наиболее обильных видов, %. *А* — *Д* — см. подписи к рис. 1.

В табл. 2 показано, что спектр наиболее обильных видов не остается постоянным в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев. Под пологом субкоренных ельников доминируют *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, *Phegopteris connectilis*, *Ajuga reptans*, *Calamagrostis arundinacea*. В производных лесах структура травяно-кустарничкового яруса очень вариабельна и зависит от направления и стадии восстановительно-возрастной динамики древостоя. В большинстве случаев доминантами становятся *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum* и *Carex pilosa*.

Наиболее интересна динамика продуктивности у *Calamagrostis arundinacea* (табл. 2). Он входит в число доминантов травяно-кустарничкового яруса как в субкоренных ельниках, так и в большинстве производных лесов. В послерубочных темнохвойных лесах его масса, как правило, резко повышена (в 3—4 раза); в коротко-производных березняках она максимальна на начальных этапах восстановительно-возрастных смен древостоев, а минимальна на средних; в длительно-производных березняках, напротив фитомасса *Calamagrostis arundinacea* максимальна на средних этапах восстановительно-возрастных смен, а минимальна на заключительных; в устойчиво-производных осинниках фитомасса *Calamagrostis arundinacea* поддерживается на достаточно высоком уровне на всем протяжении их формирования.

Brachypodium pinnatum и *Carex pilosa* преобладают на средних стадиях восстановительно-возрастных смен коротко-, длительно-производных березняков и устойчиво-производных осинников. В послерубочных темнохвойных лесах их продуктивность по сравнению с субкоренными ельниками также резко повышена.

В устойчиво-производных осинниках наиболее обильны *Aconitum excelsum*, *Stachys sylvatica*, *Dryopteris filix-mas*, *Calamagrostis arundinacea*, *Geum rivale*, *Stellaria bungeana*.

Таким образом, в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев идет значительная перестройка структуры травяно-кустарничкового яруса. Возникает вопрос, каков уровень различий между отдельными возрастными стадиями в рядах дигрессивно-демутационных смен? Рис. 5 характеризует сходство-различие видового состава изученных нами лесов и демонстрирует следующее.

1. Наименьшее сходство со всеми остальными сообществами имеют заключительные стадии устойчиво-производных осинников (пр. пл. № 19 и 20) и на-

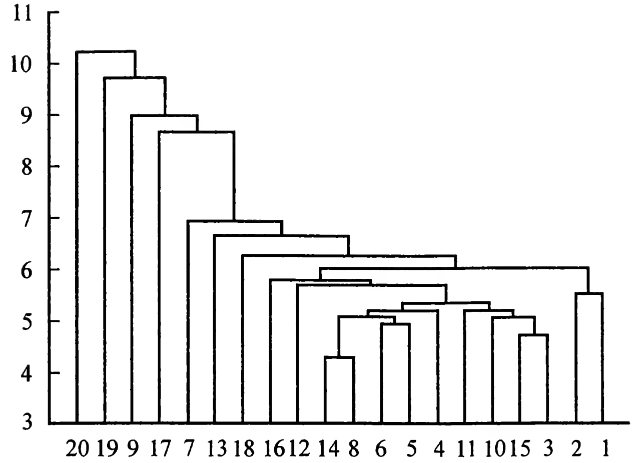


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава травяно-кустарничкового яруса субкоренных и производных лесов в пределах одного коренного типа леса.

По оси абсцисс — пробные площади. Цифры соответствуют табличным номерам пробных площадей в табл. 1, 2.

По оси ординат — расстояние Эвклида.

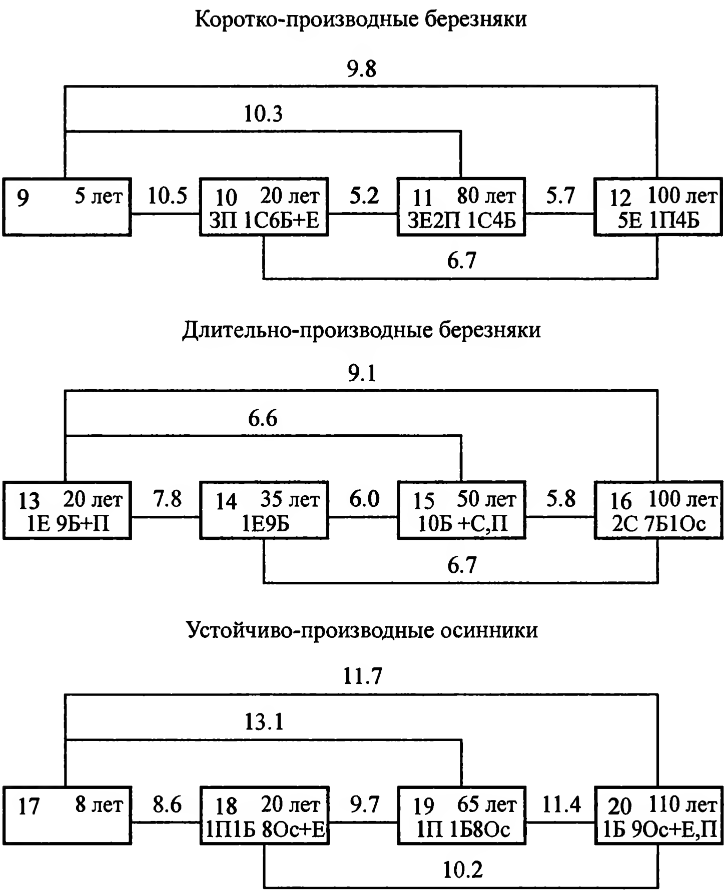
чальные стадии различных эколого-динамических рядов развития сообществ (пр. пл. № 9 и 17). Они наиболее удалены как от всех остальных лесов, так и друг от друга.

2. Большинство послерубочных ельников и производных березняков (коротко- и длительно-производных) объединяется в одно достаточно плотное скопление (пр. пл. № 14, 8, 6, 5, 4, 11, 10, 15, 3 и несколько удаленные пр. пл. № 12 и 16), которые обособлены от субкоренных ельников.

3. Послерубочные темнохвойные леса по структуре травяно-кустарничкового яруса ближе к производным березнякам, а не к субкоренным ельникам.

Если рассмотреть динамику уровня различий видового состава в отдельных эколого-динамических рядах развития сообществ (рис. 6), то можно заметить, что эта динамика имеет свою специфику во всех рассмотренных эколого-динамических рядах развития сообществ. В коротко-производных лесах наибольшие изменения структуры травяно-кустарничкового яруса происходят на начальных стадиях их формирования. С возрастом структура сообщества стабилизируется и уровень различий между соседними возрастными стадиями снижается. В длительно-производных березняках процессы изменения структуры травяно-кустарничкового яруса идут сходным образом, но этот процесс более растянут во времени. В устойчиво-производных осинниках выявляются противоположные закономерности: наибольшие изменения уровня различий между возрастными стадиями наблюдается на заключительных стадиях восстановительно-возрастных смен. Кроме того, на всем протяжении формирования устойчиво-производных осинников уровень различий между соседними возрастными стадиями больше, чем в коротко- и длительно-производных березняках.

Таким образом, сплошные вырубки приводят к глубокому преобразованию структуры лесной растительности и затрагивают все ярусы лесных фитоценозов. Пути восстановительно-возрастной динамики различны как для древостоев, так и для травяно-кустарничкового яруса: в пределах одного коренного типа леса формируется спектр альтернативных эколого-динамических рядов развития сооб-


Коротко-производные березняки

Длительно-производные березняки

Устойчиво-производные осинники

Рис. 6. Динамика расстояний Эвклида в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев. В прямоугольниках — номер пробной площади, возраст древостоя, состав древостоя по запасу.

ществ — ельников, пихтарников, березняков, осинников (коротко-, длительно- и устойчиво-производных), в каждом из которых продуктивность травяно-кустарничкового яруса имеет свою специфику. Все рассмотренные послерубочные леса (послерубочные (производные) ельники и пихтарники 50—160-летнего возраста, коротко-производные березняки (5—100 лет), длительно-производные березняки (20—100 лет) и устойчиво-производные осинники 8—110-летнего возраста) резко отличаются от субкоренных темнохвойных лесов по структуре фитомассы травяно-кустарничкового яруса и тенденциям ее динамики. Наиболее динамичной группой являются коротко-производные березняки. В процессе их восстановительно-возрастных смен происходит значительная перестройка структуры травяно-кустарничкового яруса. В длительно-производных березняках процессы восстановления структуры и продуктивности травяно-кустарничкового яруса сильно замедлены. Устойчиво-производные осинники стоят особняком. Под их пологом формируются условия, резко отличные от условий субкоренных ельников, что приводит к формированию совершенно особого травяно-кустарничкового яруса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. Восстановление потенциальной продуктивности деградированных суходольных лугов // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1998. С. 144—166.

Андреев Г. В. Анализ типологической структуры лесных земель южно-уральской провинции южнотаежных и смешанных лесов // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Матер. конф. Екатеринбург, 1998. С. 231—232.

Андреев Г. В., Иванова Н. С. Комплексные исследования в субкоренных темнохвойных лесах западных низкогорий Южного Урала (информационный листок). Екатеринбург, 1999. 4 с.

Базилевич Н. И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М., 1993. 293 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Бобкова К. С. Продуктивность и структура органической массы в спелых ельниках средней тайги республики Коми // Биогеоценотические исследования таежных лесов (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 133). Сыктывкар, 1994. С. 6—21.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Габеев В. Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск, 1976. 171 с.

Гортинский Г. Б., Молчанов А. А., Абражко М. А. и др. Продуктивность лесов европейской части СССР // Ресурсы биосферы: Итоги советских исследований по Международной биологической программе. Л., 1975. Вып. 1. С. 34—42.

Иванова Н. С., Андреев Г. В. Фитоценотические особенности естественного возобновления ели и пихты в западных низкогорьях Южного Урала (Информационный листок). Екатеринбург, 1999. 4 с.

Игошева Н. И. Состав, структура и продуктивность луговой растительности среднего течения реки Оби // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 111—123.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.

Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л., 1973. 173 с.

Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л., 1956. 261 с.

Колесников Б. П. О генетической классификации типа леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. СО АН СССР. 1958. № 4. С. 113—124.

Колесников Б. П. Леса Челябинской области // Леса СССР. М., 1969. Т. 4. С. 125—156.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 420 с.

Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л., 1959. Т. 1. С. 13—75.

Мадаминов А. А., Киго Р. Б. Продуктивность высокогорных степей и пустошей центральной части Гиссарского хребта в связи с внесением минеральных удобрений // Докл. АН ТаджССР. 1989. Т. 32. № 7. С. 488—491.

Метеорологический ежемесячник. 1975—1994. Т. 1—12. Вып. 2.

Новогородова Г. А., Андреев Г. В. Трансформация почв в связи с антропогенной динамикой ельников западных низкогорий Южного Урала // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы: Матер. науч.-практич. конфер. Уфа, 1997. С. 125—126.

Поздняков Л. К. Продуктивность лесов Сибири // Ресурсы биосферы: Итоги советских исследований по Международной Биологической Программе. Л., 1975. Вып. 1. С. 43—55.

Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск, 1969. 155 с.

Радченко Л. П. Луга Висимского заповедника (Средний Урал): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 16 с.

Родин Л. П., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968. 143 с.

Санников С. Н. Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типа типа // Лесообразовательные процессы на Урале. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1970. Вып. 67. С. 175—181.

Семечкина М. Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск, 1978. 165 с.

Синельщикова З. И. Динамика ельника кисличникового и липнякового в южно-таежных лесах Зауралья // Экология. 1973. № 5. С. 39—45.

Смолоногов Е. П. К вопросу динамики возрастной структуры и строения древостоев широколиственно-елово-пихтовых лесов Урала // Проблемы флоры и фауна Урала. Свердловск, 1960. С. 39—54.

Смолоногов Е. П., Шихов А. М. Восстановительно-возрастная динамика лесов Билимбаевского опытно-показательного лесхоза // Восстановительная и возрастная динамика таежных лесов Среднего Урала. Свердловск, 1987. С. 4—46.

Сочава В. Б. О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 5. С. 205—218.

Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Современная ботаника. 1942. № 1—2. С. 5—17.

Тужилкина В. В. Фитомасса нижних ярусов растительности зеленомошных типов леса // Экология ельников Севера (Тр. Коми фил. АН СССР; № 32). Сыктывкар, 1977. С. 85—92.

Уланова Н. Г. Математические методы в геоботанике. М., 1995. 109 с.

Усольцев В. А. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург, 1998. 541 с.

Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург, 2003. 406 с.

Уткин А. И. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР // Лесоведение. 1970. № 3. С. 58—89.

Фильрозе Е. М. Схема генетической классификации типов леса тайги восточного макросклона Южного Урала и северной лесостепи восточно-уральского пенеплена // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 119—155.

Фильрозе Е. М. К принципам классификации и номенклатуры типов леса // Проблемы типологии и классификации лесов. Свердловск, 1972. С. 10—18.

Фильрозе Е. М. Типы леса Южного Урала // Проблемы использования типов леса в лесном хозяйстве и лесоустройстве. Свердловск, 1986. С. 35—42.

Фильрозе Е. М., Андреев Г. В., Иванова Н. С. Оценка уровня дигрессии лесной растительности в горах Южного Урала // Лесная таксация и лесоустройство: Межвуз. сб. науч. работ. Красноярск, 1999. С. 148—155.

Фильрозе Е. М., Андреев Г. В., Иванова Н. С. Оценка антропогенной трансформации лесов методами динамической типологии // Тр. XI съезда РГО. Т. 8. СПб., 2000. С. 67—69.

Цветков В. Ф. Формирование сосняков Кольского полуострова в связи со сплошными рубками // Динамическая типология лесов. М., 1989. С. 129—144.

Чертовской В. Г., Елизаров Ф. Г., Семенов Б. А., Корняк В. С. Лесорастительные условия и продуктивность предтундровых лесов // Экология таежных лесов. Архангельск, 1978. С. 32—42.

Burrows S. N., Gower S. T., Norman J. M. et al. Spatial variability of aboveground net primary production for a forested landscape in northern Wisconsin // Can. J. For. Res. 2003 (33). N 10. P. 2007—2018.

Cannell M. G. R. World forest biomass and primary production data. L.: Academic Press Inc., 1982. 391 p.

Kimmins J. P., Binkley D., Chatarpaul L., de Catanzaro J. Biogeochemistry of temperate forest ecosystems: literature on inventories and dynamics of biomass and nutrients. Can. Forest Serv. PNFI. Inform. Rep. PI-X-47. 1985. 227 p.

Palumets J. K. Analysis of phytomass partitioning in Norway spruce. VIII Scr. Botanica. Tatru: Univ. Press. 1991. 95 p.

Peet R. K. The measurement of species diversity // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1974. Vol. 5. P. 285—307.

SUMMARY

The paper present results of a study of productivity of subordinate layers in dark-coniferous forests in the western foothills of the South Urals. Primary dark-coniferous forests (140—160 years), managed dark-coniferous forests (50—160 years), short-term secondary birch forests (5—100 years), long-term secondary birch forests (20—100 years), and permanent secondary aspen forests (8—110 years) were studied. Clean cutting was found to change the forest vegetation structure in all layers of the forests. Restoration ways are not unambiguous for both forest stand and subordinate layers. All the studies forests after clean cutting differ very much from primary dark-coniferous forests by the structure of the phytomass of subordinate layers, and by its dynamics. Short-term secondary birch forests are most dynamic; during their restoration, a significant alteration in the structure of subordinate layers takes place. In long-term secondary birch forests, the restoration of the structure and productivity of subordinate layers are mush slower. The conditions under the canopy of permanent secondary aspen forests differ dramatically from in the other forests, to result in formation of very special subordinate layers.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.594.6(470)

© П. Г. Ефимов

РОДЫ *TULOTIS* И *LIMNORCHIS* (*ORCHIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ

P. G. EFIMOV. THE GENERA *TULOTIS* AND *LIMNORCHIS* (*ORCHIDACEAE*)
IN THE FLORA OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: efimov81@mail.ru, efimov@binran.ru
Поступила 15.02.2007

Представлен обзор видов родов *Tulotis* и *Limnorchis* (*Orchidaceae*), встречающихся на территории России. Рассмотрены 6 видов: *Tulotis fuscescens*, *T. ussuriensis*, *T. hologlottis*, *Limnorchis chorisiana*, *L. convallariifolia* и *L. dilatata*. Для каждого вида приводятся сведения о таксономии, детальные морфологические рисунки и карты распространения на территории России. Аргументируется включение в род *Tulotis* вида *Tulotis hologlottis*, в отечественной литературе обычно рассматривавшегося в составе рода *Limnorchis*, и включение в род *Limnorchis* вида *Limnorchis chorisiana*, часто в отечественной литературе рассматривавшегося в составе монотипного рода *Pseudodiphryllum*. В статье сделаны новые комбинации *Tulotis hologlottis* (Maxim.) Efimov, *Limnorchis dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Efimov и *Limnorchis chorisiana* var. *elata* (Finet) Efimov. Выбраны лектотипы для родов *Tulotis* и *Limnorchis*, видов *Platanthera hologlottis* и *P. ditmariana* и разновидности *P. dilatata* var. *albiflora*. Приводятся ключи для определения рассматриваемых родов и видов на территории России.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, *Platanthera*, *Tulotis*, *Limnorchis*, *Pseudodiphryllum*, Россия.

В двух опубликованных статьях (Ефимов, 2006, 2007), нами был предложен обзор видов рода *Platanthera* Rich., произрастающих на территории России. В этой статье рассматриваются встречающиеся в России виды из родов, близкородственных роду *Platanthera*, а именно представители родов *Tulotis* Raf. и *Limnorchis* Rydb.

Исследование основано на изучении гербарных материалов Гербариев LE, LECB, MW, MHA, MOSP, VLA, TK, NS, NSK, гербариев Института водных и экологических проблем (ИВЭП) г. Хабаровска, Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ), Дальневосточного НИИ лесного хозяйства (ДАЛЬНИЛХ) и Большехехцирского заповедника, с учетом литературных данных. Кроме того, использовались собственные сборы из Приморского края.

Географические районы приняты согласно «Флоре СССР» (1964) с изменениями, внесенными Т. В. Егоровой (1999).

Остановимся на вопросе о самостоятельности родов *Tulotis* и *Limnorchis*. Многие современные зарубежные авторы (Webb, 1980; Inoue, 1983a; Hapeman, Inoue, 1997; Sheviak, 2003) включают все рассматриваемые роды в род *Platanthera*. Иногда признается самостоятельность рода *Tulotis* (Ohwi, 1965; Lang, 1999; Su, 2000). Известный орхидолог R. L. Dressler (1993), помимо *Platanthera*, признает только *Pseudodiphryllum* Nevski, который мы включаем в род *Limnorchis*. Отечественные авторы, напротив, склонны признавать более мелкие роды. Так, во «Флоре СССР» (Невский, 1935) и последующих работах (Попов, 1957; Пешкова, 1979) признается самостоятельность родов *Tulotis*, *Limnorchis* и *Pseudodiphryllum*. В более позднее время признавался род *Tulotis*, но не признавались *Pseudodiphryllum* и *Limnorchis* (Ворошилов, 1982; Иванова, 1987; Вышин, 1996; Якубов, Чернягина, 2004).

Вопрос о самостоятельности этих родов труден, поскольку связан с определением родовых границ в пределах обширной группы видов, куда относятся, помимо представленных в России родов *Platanthera*, *Tulotis*, *Limnorchis* и *Pseudodiphryllum*, также и ряд североамериканских родов — *Blephariglottis* Raf., *Fimbriella* Farw. ex Butzin, *Gymnadeniopsis* Rydb. и *Piperia* Rydb. Для решения этой проблемы необходимо многостороннее изучение представителей всех этих родов в объеме, не ограниченном административными границами какого-либо государства.

Группа видов, относящихся к роду *Platanthera* и вышеперечисленным близким родам, отличается весьма значительным полиморфизмом в отношении многих существенных признаков. Это обстоятельство свидетельствует в пользу принятия более мелких, сегрегатных родов. Отметим также, что нам неизвестны межродовые гибриды между сегрегатными родами, за исключением гибрида между *Blephariglottis* и *Gymnadeniopsis*, но именно эти роды, по-видимому, заслуживают объединения, о чем свидетельствуют данные J. R. Hapeman и K. Inoue (1997).

Необходимо отметить эволюционную пластичность многих признаков, традиционно используемых в систематике этой группы на уровне родов. В частности, пластичность многих признаков строения цветка (губы, шпорца и колонки) связана с приспособлением к опылению различными видами насекомых. В результате морфологические отличия между некоторыми родами становятся менее четкими (например, между *Limnorchis* и *Platanthera*). Даже наиболее обособленный род *Tulotis* связан с родом *Platanthera* через виды с промежуточной морфологией — *Platanthera sachalinensis* F. Schmidt и *P. hondoënsis* (Ohwi) K. Inoue (Ефимов, 2007), поэтому в данном случае допустимо объединение всех перечисленных сегрегатных родов в составе рода *Platanthera* «в широком смысле». Так, например, поступил известный американский орхидолог C. A. Luer (1975), установивший секции *Tulotis* и *Limnorchis*.

С точки зрения географического распространения, все сегрегатные роды довольно хорошо очерчены. Исследования рода *Platanthera* в широком смысле с использованием молекулярных маркеров (Hapeman, Inoue, 1997; Bateman et al., 2003) также хорошо согласуются с результатами изучения морфологии этих видов: подтверждается целостность *Tulotis* и *Limnorchis* (*Pseudodiphryllum*, к сожалению, в эти исследования включен не был), но эти работы не дают ответа на вопрос о ранге таксонов.

Мы склоняемся к тому, чтобы признать самостоятельность родов *Tulotis* и *Limnorchis*. Признание родов с имеющейся степенью морфологической обособленности хорошо соответствует масштабу морфологических отличий других родов из этой же трибы, как например *Orchis* L., *Anacamptis* Rich. и *Neotinea* Rchb.f.

Монотипный род *Pseudodiphryllum* мы включаем в *Limnorchis*. На первый взгляд, некоторые особенности *Pseudodiphryllum* выделяют его среди остальных видов изучаемого родства. К числу этих особенностей относятся очень мелкие цветки (длина листочков околоцветника не более 2 мм) и крупное щитовидное рыльце, по высоте занимающее почти 2/3 высоты колонки и отчасти прикрывающее спереди теки пыльника. Но эти особенности отчасти могут быть связаны с приспособлением к опылению мелкими жуками, что уникально среди видов изучаемого родства (Inoue, 1981). С точки зрения географического распространения, *Pseudodiphryllum chorisianum* (северо-западное побережье Северной Америки, притихоокеанские районы Дальнего Востока России и Япония) и его экологии (этот вид способен обитать в тундровых сообществах открытых обдуваемых побережий островов Северной Пацифики), а также некоторых существенных морфологических признаков (таких как строение корневой системы), этот вид твердо занимает место среди других видов рода *Limnorchis*. Подтверждение отнесения этого вида в род *Limnorchis* мы видим в существовании 2 внешне сходных с ним видов — эндемика Азорских островов *Platanthera azorica* Schlechter и эндемика Гавайских островов *P. holochila* (Hillebr.) Kraenzlin. Сходство этих 3 видов трудно объяснить, если не предполагать происхождение их от какой-либо группы, имеющей широкое распространение в Северной Америке, каковой и является, очевидно, род *Limnorchis*. Вероятно, морфология этих видов претерпела сильное изменение в результате длительного обитания на ограниченных территориях изолированных океанических островов (по крайней мере в случае с *Platanthera azorica* и *P. holochila*), с этим же может быть связан и переход к другому виду опылителя — от ночных бабочек из сем. Noctuidae, которыми опыляются виды *Limnorchis*, до каких-либо более мелких насекомых, не имеющих длинного хоботка, — опылителей *Pseudodiphryllum* и, вероятно, *Platanthera azorica* и *P. holochila*.

К ближайшему родству *Platanthera* относится еще 1 род, обычно признаваемый в отечественной литературе самостоятельным, — *Lysiella* Rydb. (Попов, 1957; Пешкова, 1979; Ворошилов, 1982; Иванова, 1987; Вышин, 1996; Якубов, Чернягина, 2004). Ранее (Ефимов, 2007) мы обосновали включение этого рода в *Platanthera*.

Упомянем о существовании еще 1 вида, отечественными авторами нередко относимого к *Platanthera* (Вышин, 1996; Якубов, Чернягина, 2004), а иногда выделяемого в монотипный род *Neolindleya* Nevski (Невский, 1935) — *N. camtschatica* (Cham.) Nevski. Новейшие филогенетические исследования (Bateman et al., 2003) и морфологические особенности этого вида свидетельствуют в пользу самостоятельности рода *Neolindleya*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ *PLATANTHERA*, *TULOTIS* И *LIMNORCHIS*

1. Клубень[1] столонообразный, почка возобновления находится на расстоянии более 1.5 см от ортотропного побега прошлого года. Рыльце выпуклое . . . . 1. *Tulotis*

+ Клубень не столонообразный, почка возобновления находится в основании ортотропного побега прошлого года, в очень редких случаях (у некоторых видов из Японии) клубень столонообразный, почка возобновления удалена от основания ортотропного побега прошлого года на расстояние до 5 см (но тогда рыльце вогнутое). Рыльце вогнутое или плоское, очень редко немного выпуклое (но тогда клубень не столонообразный) 2

2. Ножка поллиния менее 0.2 мм дл. Рыльце немного выпуклое, крупное, по высоте занимает около 2/3 общей длины колонки, немного прикрывает теки пыльника. Нормально развитых листьев 2, они более или менее супротивно сближены, находятся в основании стебля или ближе к его середине. Колонка около 1 мм дл. Листочки околоцветника (включая губу) не более 2(4) мм дл. Губа яйцевидная или широкояйцевидная, редко узкояйцевидная . . . . . 2. *Limnorchis* (часть)

+ Ножка поллиния более 0.2 мм дл. Рыльце по длине составляет менее 2/3 от общей длины колонки, не прикрывает теки пыльника. Листья в числе 1—5(8), расставленные или супротивно сближенные в основании стебля. Колонка более 1 мм дл. Листочки околоцветника (включая губу) более 2 мм дл. Губа от линейно-ланцетной до узкояйцевидной 3

3. Рыльце вогнутое, очень редко плоское. Наиболее развитые листья в числе 1—2(3), от линейных до округлых, с наибольшей шириной близ середины, расположены в основании стебля (обычно супротивно сближены и в основании сужены в черешок) или находятся ближе к средней части стебля (но тогда они немногочисленные, в числе 1—2, редко 3(4)). Шпорец 1—35 мм дл. . . . . 3. *Platanthera*

+ Рыльце плоское, реже вогнутое. Нормально развитые листья в числе (2)3—5(8), от линейных до ланцетных, обычно с наибольшей шириной в основании, расставлены вдоль стебля. Шпорец (2)4—10(20) мм дл. . . . . 2. *Limnorchis* (часть)

---

[1] В определительных таблицах под словом «клубень» мы подразумеваем стеблекорневой тубероид.

1. *Tulotis* Raf., 1833, Herb. Raf.: 71; Иванова, 1987, во Фл. Сиб. Arac. — Orch.: 137; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 319. — *Perularia* Lindl., 1835, Gen. Sp. Orch.: 281 (тип: *Perularia fuscescens* (L.) Lindl. (=*Tulotis fuscescens* (L.) Kraenzl.)); id., 1835, Bot. Reg., sub tab. 1701, nom. nud.; Невский, 1935, во Фл. СССР 4 : 650.— *Platanthera* sect. *Tulotis* (Raf.) Luer, 1975, Nat. Orch. Unit. Stat. a. Canada: 178. — *P.* sect. *Brevicalcarata* Inoue, 1980, Journ. Phytogeogr. Taxon. 28, 1 : 2 (тип: *Platanthera brevicalcarata* Hayata). — *P.* group *Tulotis* Inoue, 1983, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, 13 : 365.

Стеблекорневой тубероид слабо утолщенный, у одного растения иногда образуется несколько тубероидов; почка возобновления находится на расстоянии (2)3—5(9) см от основания ортотропного побега прошлого года. Вполне развитые листья очередные, в числе 2—4(5). Губа от почти линейной до овально-продолговатой, при основании обычно с 2 боковыми лопастями. У *T. hologlottis* и *Platanthera brevicalcarata* (этот вид, по-видимому, также относится к роду *Tulotis*) губа цельная, иногда с утолщением над средней жилкой; шпорец 1—60 мм дл. Рыльце выпуклое, доли рыльца слиты. Боковые лопасти клювика выемчатые. Поллиний с ножкой и ланцетовидным прилипальцем. Массулы в поллинии относительно немногочисленные. Аурикулы присутствуют. Опыление преимущественно ночными бабочками.

Лектотип: (Efimov, hoc loco): *Tulotis herbiola* (R. Br.) Raf. (=*T. flava* var. *herbiola* (R. Br.) W. J. Schrenk).

Соматическое число хромосом (показано для *T. fuscescens* (L.) Czer., *T. flava* (L.) Senghas, *T. hologlottis* (Maxim.) Efimov, *T. ussuriensis* (Regel et Maack) Hara и *Platanthera japonica* (Murr.) Lindl. (этот вид, вероятно, также относится к роду *Tulotis*)) 2n = 42 (Хромосомные.., 1969; Иванова, 1987; Числа.., 1993; Sheviak, 2003; Index.., 2006).

Около 10 видов в Восточной Азии: *T. flava* (L.) Lindl. var. *flava* и *T. flava* var. *herbiola* (R. Br.) W. J. Schrenk в Северной Америке.

Основным критерием, отличающим род *Tulotis* от рода *Platanthera*, является выпуклое рыльце со слившимися долями. Для рода *Tulotis* очень характерен также столонообразный стеблекорневой тубероид, но такая же организация корневой системы, по всей видимости, свойственна и некоторым видам *Platanthera* — *P. florentii* Franch. et Sav. и *P. amabilis* Koidz. Часто основным отличительным признаком рода *Tulotis* считается наличие кармашков (бурсикул) — выростов боковых долей клювика, прикрывающих прилипальца (Крылов, 1929; Невский, 1935; Попов, 1957; Su, 2000). Однако в последних исследованиях о наличии у этих видов настоящих бурсикул не сообщается (Szlachetko, Rutkowski, 2000). В действительности, прилипальца у этих видов погружены в чашевидно вогнутые боковые лопасти клювика, что характерно и для некоторых видов из близких родов *Platanthera* и *Limnorchis* Rydb. Выделение рода *Tulotis* затрудняется также наличием видов, имеющих признаки, промежуточные между *Tulotis* и *Platanthera*. К таким видам можно отнести *Platanthera sachalinensis* F. Schmidt и *P. hondoënsis* (Ohwi) Inoue. Возможно, эти виды образовались от древней межродовой гибридизации (Ефимов, 2007).

Требует комментариев положение в системе вида *T. hologlottis*. В большинстве отечественных публикаций вслед за С. А. Невским (1935) этот вид ошибочно включался в род *Limnorchis* Rydb. *T. hologlottis* с этим родом сближает стебель, облиственный линейными или ланцетовидными листьями, и языковидная губа без зубцов при основании. Важнейшие же признаки цветка и корневой системы (столонообразный стеблекорневой тубероид) свидетельствуют о родстве *P. hologlottis* с видами *Tulotis*, а не *Limnorchis*, что отмечалось и ранее (Inoue, 1983a, 1986).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *TULOTIS* НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

1. Листья в числе 3—5, линейные, с наибольшей шириной в основании; губа при основании без боковых долей, с параллельными краями . . . . 3. *T. hologlottis*
+ Листья в числе 2—3, от ланцетных до яйцевидных, с наибольшей шириной в средней части; губа при основании с боковыми долями или двумя крупными зубчиками 2

2. Внутренние листочки околоцветника (кроме губы) около 2 мм дл.; вполне развитые листья от узко- до широкояйцевидных, в числе (2)3, самый крупный (2.5)3.5—12 см шир.; цветков в соцветии более 30; растение цветет в первой половине июня . . . . 1. *T. fuscescens*

+ Внутренние листочки околоцветника (кроме губы) около 1.5 мм дл.; вполне развитые листья от ланцетных до узкояйцевидных, в числе 2, самый крупный 1.5—3(3.5) см шир.; цветков в соцветии менее 30; растение цветет во второй половине июля—начале августа . . . . . . 2. *T. ussuriensis*

1. *T. fuscescens* (L.) Czer., 1973, Свод измен. и дополн. к Фл. СССР: 622; Иванова, 1987, во Фл. Сиб. Arac.—Orch.: 137; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 319. — *Orchis fuscescens* L., 1753, Sp. Pl. 2 : 943. — *Perularia fuscescens* (L.) Lindl., 1835, Gen. Sp. Orch.: 281; Невский, 1935, во Фл. СССР 4 : 651. — *Tulotis fuscescens* (L.) Raf. ex Jacks., 1895, Ind. Kew. 4 : 1136, nom. illeg. — *Platanthera fuscescens* (L.) Kraenzl., 1901, Orch. Gen. Sp. 1 : 637. — *P. fuscescens* var. *orientalis* Kraenzl., 1913, Русск. бот. журн. 3—4 : 40, nom. illeg. — *Tulotis asiatica* H. Hara, 1955, Journ. Jap. Bot. 30, 3 : 72, nom. superfl. (рис. 1, *а—з*).

Описан из Сибири: «Habitat in Sibiria». Лектотип (Cribb, Wood, 1999 : 48, in Cafferty, Jarvis): [icon] «Orchis radicibus multis, labello basi alato, calcare germinis longitudine» in Gmelin, 1747, Fl. Sibir. 1 : tab. 4, fig. 2. Эпитип (Cribb, Wood, 1999 : 48, in Cafferty, Jarvis): China, Flora Manschuriae, prov. Kirinensis, 12 VI 1897, N 445, V. Komarov (BM, изоэпитип — LE!). Текст этикетки изоэпитипа немного отличается: «Flora Manschuriae, Korea septentrionalis, flum. Jalu, 12 VIII 1897 (styl. vet.), N 445, V. Komarov».

Леса, лесные поляны и опушки, заросли кустарников. — **Зап. Сиб.:** Ирт. (вост.), Алт.; **Вост. Сиб.:** Лен.-Кол. (юг), Анг.-Саян., Даур.; **Дальн. Вост.:** Зее-Бур., Уссур., Сах., Курил. (юг) (рис. 2). Общ. распр.: Вост. Азия (Монголия, Китай (кроме зап.), п-ов Корея, острова Хоккайдо и Хонсю).

Употреблявшуюся прежде комбинацию *Tulotis fuscescens* (L.) Raf. ex Jacks. не делает незаконной отсутствие ссылки на базионим при ее обнародовании (статья 33.2 Международного Кодекса ботанической номенклатуры) и ошибочное приписывание авторства Рафинеску. Однако эта комбинация все же незаконна, так как данное название не признается автором при его обнародовании, а приравнивается к североамериканскому виду *Habenaria herbiola* R. Br. (=*T. flava* var. *herbiola* (R. Br.) W. J. Schrenk).

С о-ва Сахалин известен лишь один гербарный образец: «Insula Sachalin, cap Tschikai, [мыс] Чикой, 5 VII 1861, Glehn» (LE!). О наличии вида на Курильских островах (Татаренко, 1996) свидетельствует только сбор «Сахалинская обл., Южно-Курильский р-н, пос. Ю.-Курильск, сопка над комплексом „Орбита", разнотравный луг, 2 VIII 1995, И. Татаренко» (MW!) и литературное указание (Inoue, 1983a): «Kuril Isls. Etorofu Isl. [о-в Итуруп] (T. Kawakami, 3 Aug. 1898, SAP)». Встречается данный вид и в Японии, однако в работах японских авторов ранее его нередко определяли как *Tulotis ussuriensis*.

Ряд прежних источников (Chamisso, 1831; Ledebour, 1853) приводит «*Platanthera fuscescens*» для Камчатки. Как отмечал уже Гультен (Hultén, 1927), эти указания ошибочны и основаны на неверном определении Шамиссо экземпляра *Platanthera tipuloides* (L. f.) Lindl. из коллекции Ридера, который первоначально был собран Эрманом: «Kamt. Ried., ad Erman. Hb. Cham» — LE!

2. *T. ussuriensis* (Regel et Maack) H. Hara, 1955, Journ. Jap. Bot. 30, 3 : 72; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 320. — *Platanthera tipuloides* var. *ussuriensis* Regel et Maack, 1861, in Regel, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 4, 4 : 142, tab. 10, f. 7—9. — *P. ussuriensis* (Regel et Maack) Maxim., 1886, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 31 : 107. — *Habenaria ussuriensis* (Regel et Maack) Miyabe, 1890, Mém. Boston Soc. Nat. Hist. 4, 6 : 263. — *Platanthera herbiola* (R. Br.) Lindl. var. *japonica* Finet, 1900, Bull. Soc. Bot. Fr. 48 : 281, nom. illeg. — *Perularia ussuriensis* (Regel et Maack) Schlechter, 1919, Feddes Repert. Beih. 4 : 99; Невский, 1935, во Фл. СССР 4 : 652 (рис. 1, *и—р*).

Голотип: ad fluv. Ussuri, Maack (LE!).

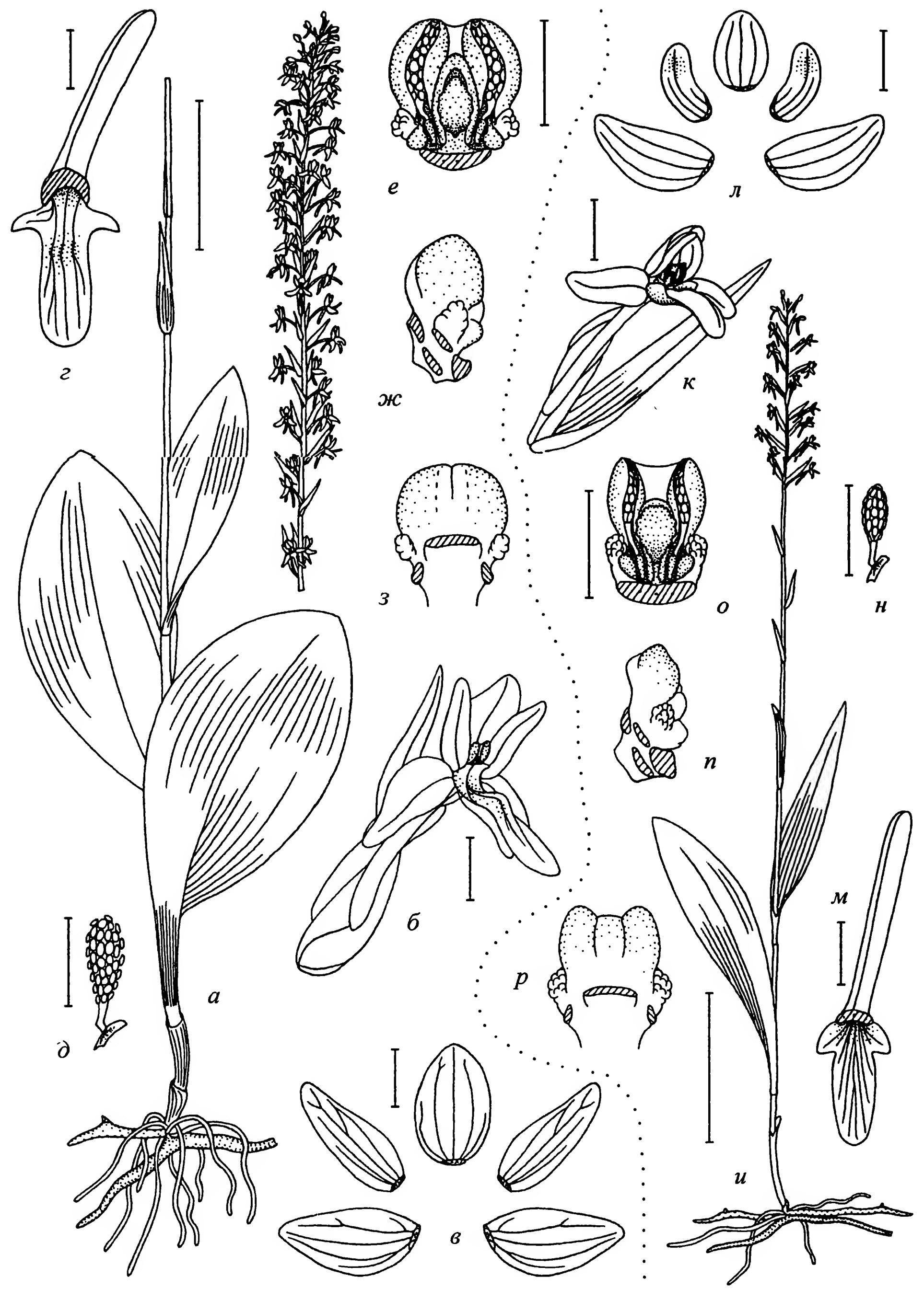


Рис. 1. *Tulotis fuscescens* и *T. ussuriensis*.

T. fuscescens: *а* — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. *T. ussuriensis*: *и* — цветущее растение; *к* — цветок; *л* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *м* — губа; *н* — поллинарий; *о* — колонка, вид спереди; *п* — колонка, вид сбоку; *р* — колонка, вид сзади. (По гербарным образцам: Приморская обл., 21 VI 1909, Дюкина № 172 — LE (*а*—*з*); Дальневосточный край, 6 VII 1929, Траншель, № 88 — LE; Южно-Уссурийский край, 16 VII 1913, Комаров, № 538 — LE (*и*), и спиртовому материалу: заповедник «Кедровая Падь», VII 2005, Ефимов (*к*—*р*)). Масштабные линейки: *а* — 5 см; *б—г, к—м* — 2 мм; *д, е, ж—и, н—р* — 1 мм.

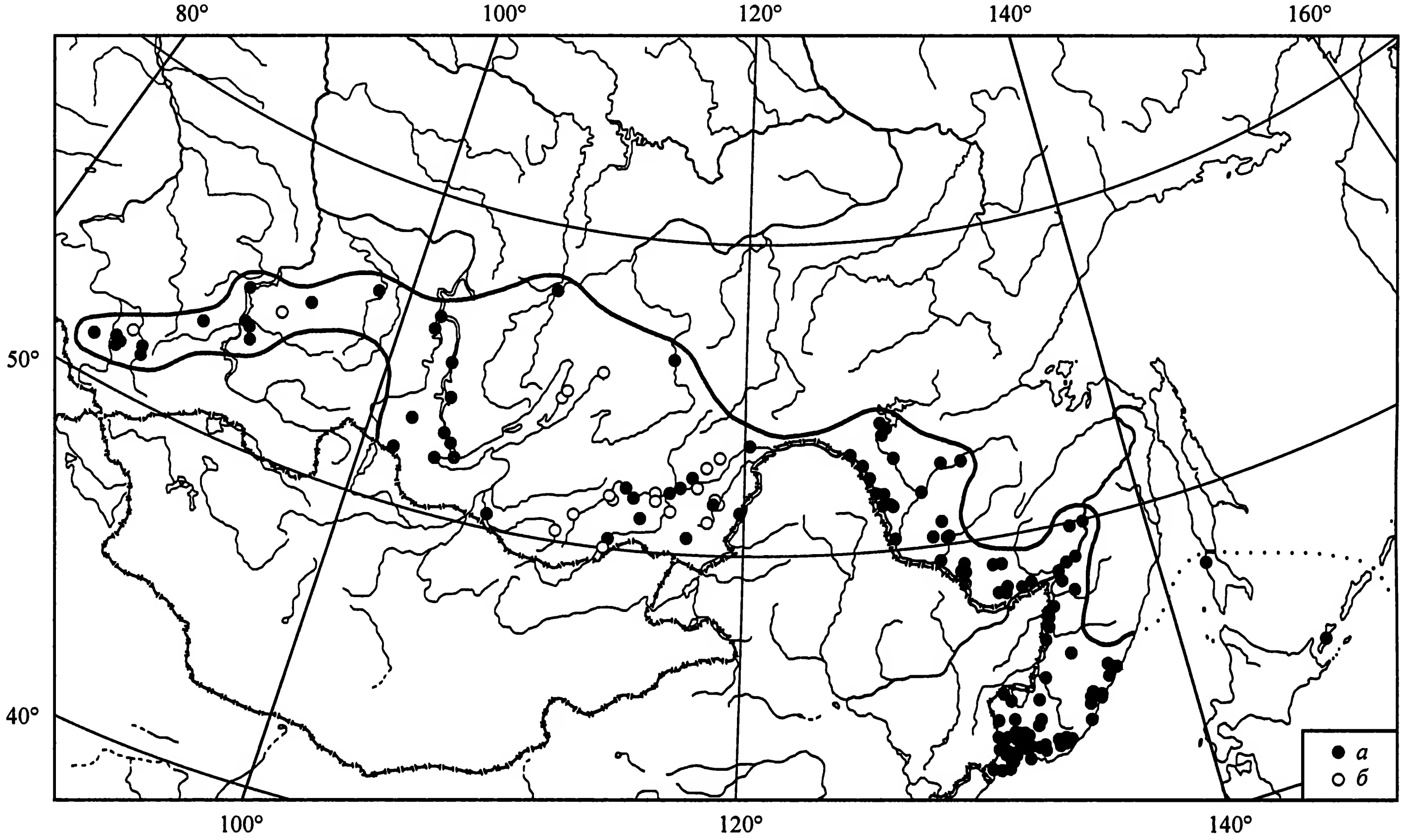


Рис. 2. Распространение *Tulotis fuscescens* на территории России.

а — местонахождения, указанные по гербарному материалу; *б* — по литературным данным (Tatewaki, 1954; Inoue, 1983a; Иванова, 1987).

Тенистые и светлые леса, опушки, поляны, заросли кустарников, луга. — **Дальн. Вост.:** Зее-Бур., Уссур. (рис. 3, *1*). Общ. распр.: Вост. Азия (Китай (кроме зап.), п-ов Корея, Япония).

Место сбора типового материала в протологе указывается значительно подробнее, чем на этикетке типового образца, и лишь абсолютная идентичность данного образца с иллюстрацией из протолога позволила выделить голотип из сборов Маака.

На юге Приморского края данный вид встречается нередко. Из более северных же областей (Амурская обл. и Хабаровский край) известны лишь 4 образца: «Калининский р-н, окр. с. Гондатьевка [Шимановск], 5 VIII 1928, N 569, Шишкин» (LE!, VLA!); «Амурская обл., долина р. Амур, в Татарской пади, у заимки Кузминки, против Буяновской мельницы [окр. Благовещенска], 17 VII 1915, Плахтий» (LE!); «Выше устья Буреи, 18 VII 1895, Комаров» (LE!); «Биробиджанский р-н, нижнее течение р. М. Биры, 22 VII 1930, Трушковский, Макаров» (LE!).

K. Miyabe (1890) и M. Tatewaki (1954) приводят *Platanthera ussuriensis* для о-ва Итуруп. Хотя *Tulotis fuscescens* встречается на о-ве Хоккайдо, мы полагаем, что для Итурупа под этим названием приводится *T. fuscescens*. Судя по всему, Tatewaki, как и ряд других японских авторов, не отличал *T. fuscescens* от *T. ussuriensis*. На это указывает и отсутствие упоминания об этом местонахождении у K. Inoue (1983a) в его исчерпывающей обработке рода по материалам японских гербариев (*P. fuscescens*, наоборот, для Итурупа приводится), а также то, что Miyabe отмечает очень крупные размеры растения, что характерно именно для *T. fuscescens* по сравнению с *T. ussuriensis*.

С территории Китая был описан ряд таксонов, которые вероятнее всего следует объединить с *T. fuscescens* или *T. ussuriensis*. Среди них *Platanthera pugionifera* (W. W. Smith) Schlechter (=*Habenaria pugionifera* W. W. Smith) (голотип: China, N. M. Yunnan, Atuntze, N 920, F. Kingdon Ward (E, photo: Inoue, 1983в)), по нашему мнению, идентичен *Tulotis fuscescens*, хотя K. Inoue (1983b), подробно рассмотрев отличительные признаки, с сомнением все же сохраняет видовой ранг. Следующие 3 вида имеют признаки, более или менее промежуточные между *T. fuscescens* и *T. ussuriensis*: *T. shensiana* (Kraenzl.) Hara (=*Habenaria shensiana* Kraenzl.) (описан из Китая: «Flora Central China... Ns, Tun u tse (Gi[raldi], 6902)»; типовой материал, вероятно, утрачен в Берлине), *T. souliei* (Kraenzl.) Hara (=*Platanthera souliei* Kraenzl.) (описан из Китая: «Ost-Tibet, Ta-tsien-lu (Soulié, n0. 2322) [1885 г.]». Тип: P?) и *T. whangshanensis* (S. S. Chien) Hara (=*Perularia whangshanensis* S. S. Chien) (голотип: China, Anhwei, Whangshan, on open moorland, alt. 4400 ft. 19 VII 1925, N 4254, R. S. Ching (N)). По времени цветения, позволяющему достоверно отличать *Tulotis fuscescens* от *T. ussuriensis*, и совокупности морфологических признаков *T. shensiana* ближе к *T. fuscescens*, а *T. whangshanensis* и *T. souliei* — к *T. ussuriensis*. Для более точных выводов необходимо изучение распространения и характера изменчивости видов *Tulotis* на территории Китая.

3. Tulotis hologlottis (Maxim.) Efimov comb. nov. — *Platanthera hologlottis* Maxim., 1859, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 9 : 268; Иванова, 1987, во Фл. Сиб. Arac.-Orch.: 137; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 317. — *Habenaria neuropetala* Miq., 1866, Ann. Mus. Lugd.-Bat. 2, 7 : 207; id., 1867, Prol. Fl. Jap.: 139 (голотип: Japonia, [prov.] Owari, I. Keiske (L.)). — *Platanthera neuropetala* (Miq.) Franch. et Sav., 1879, Enum, Pl. Jap. 2 : 33. — *Habenaria glossophora* W. W. Smith, 1921, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 13 : 206. — *Platanthera glossophora* (W. W. Smith) Schlechter, 1924, Feddes Repert. 20 : 381. — *Limnorchis hologlottis* (Maxim.) Nevski, 1935, во Фл. СССР 4 : 666. — *Platanthera hologlottis* var. *glossophora* (W. W. Smith) Inoue, 1983, Journ. Jap. Bot. 58, 10 : 306 (рис. 4).

Описан из бассейна среднего Амура: «An südlichen Amur: oberhalb der Ssungari-Mündung, 2 Jul. 1855, Maack». Лектотип (Efimov, hoc loco): Mandschuria, ad fl. Amur, 1855, N 418, R. Maack (LE!).

Сырые луга, травяные болота. — **Вост. Сиб.:** Даур.; **Дальн. Вост.:** Зее-Бур., Уссур., Курил. (юг) (рис. 5). Общ. распр.: Вост. Азия (Китай (кроме зап.), Япония).

Среди сборов Р. Маака не было обнаружено экземпляра, полностью отвечающего данным протолога. В качестве лектотипа мы выбрали образец, наиболее соответствующий протологу.

K. Inoue (1983в), изучив голотип *Habenaria glossophora* W. W. Smith (China, Yunnan, hills to the north-west of Tengyueh, N 8148, G. Forrest (E, photo: Inoue, 1983б)), принимает данный таксон в качестве разновидности *Platanthera hologlottis*, отличая его по малозначительным признакам.

На Курильских островах *Tulotis hologlottis* является крайне редким видом, отмеченным лишь на островах Кунашир (LE!; VLA!; Inoue, 1983a) и Юрий (MHA!). Отметим, что 2 образца с о-ва Юрий

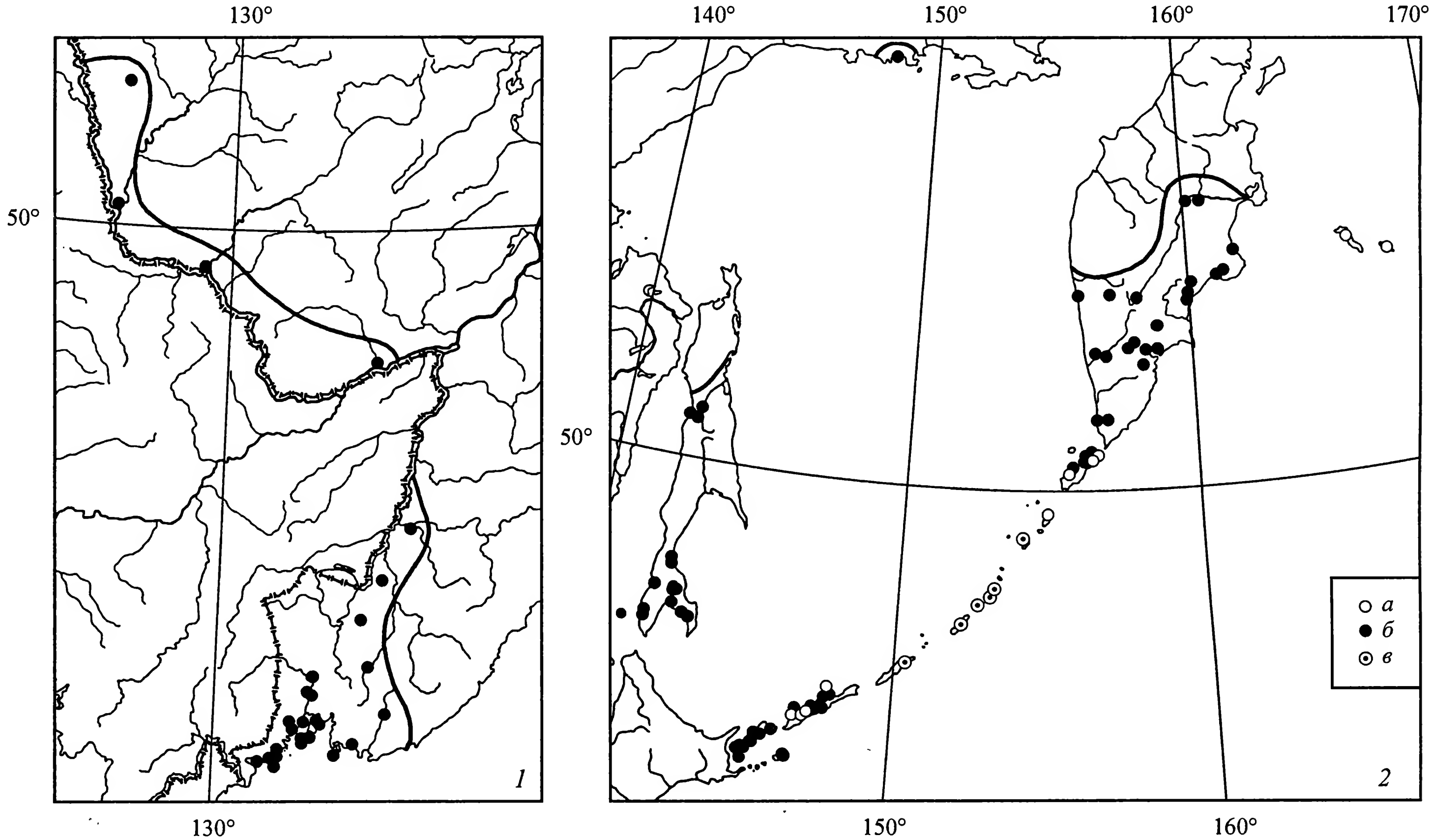


Рис. 3. Распространение *Tulotis ussuriensis* (*1*) и *Limnorchis chorisiana* (*2*) на территории России.

Разновидности *L. chorisiana*: *а* — *L. chorisiana* var. *chorisiana*; *б* — *L. chorisiana* var. *elata*; *в* — литературные данные, разновидность не установлена (Tatewaki, 1954; Inoue, 1983a).

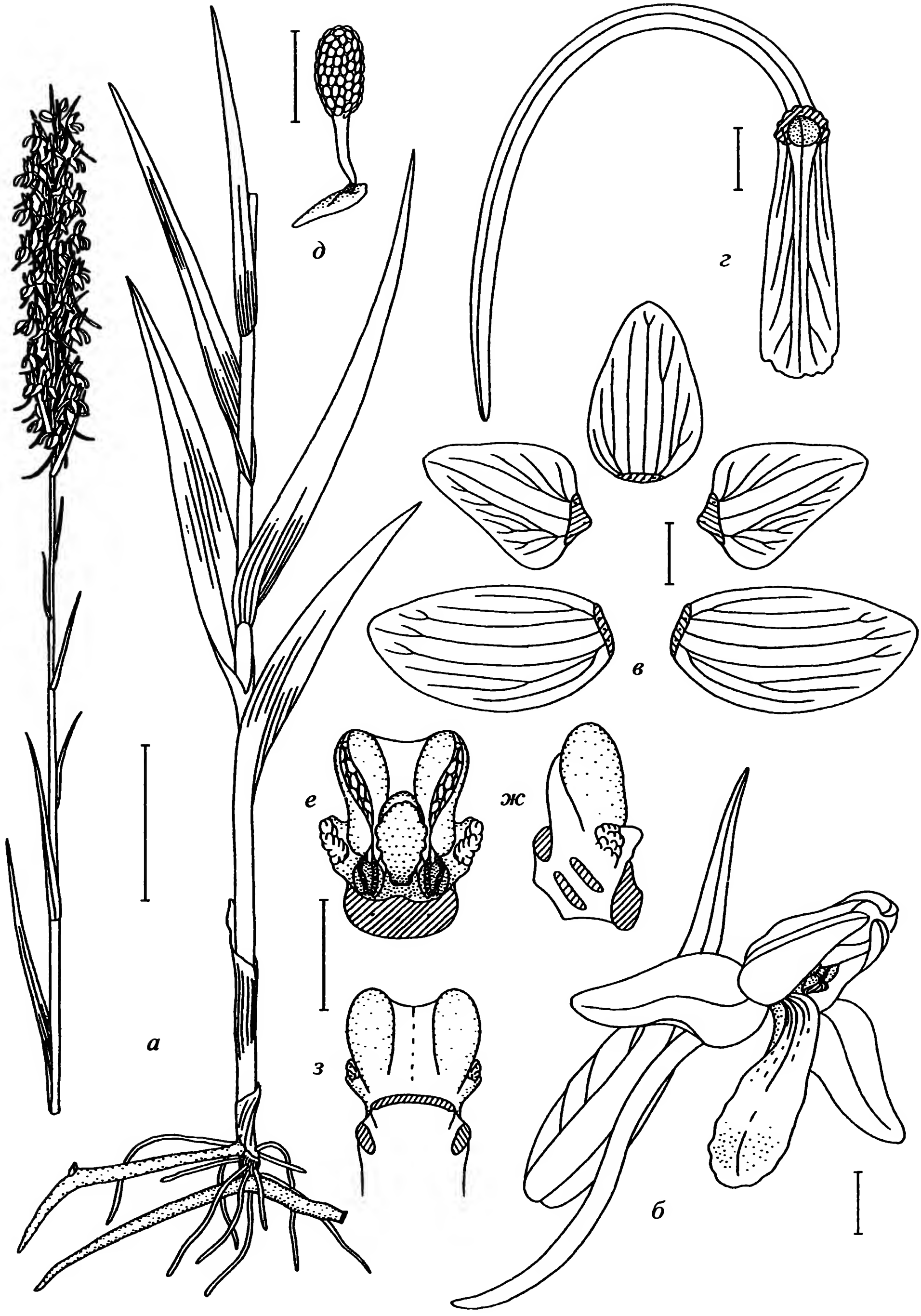


Рис. 4. *Tulotis hologlottis*.

а — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. (По гербарным образцам: Хасанский р-н, 10 VII 1950, Васильев, Волкова, Иванина — LE; окр. Владивостока, 14 VII 1924, Н. И. № 59 — LE (*а*), и спиртовому материалу: окр. пос. Приморский, VII 2005, Ефимов (*б*—*з*)). Масштабные линейки: *а* — 5 см; *б*—*г* — 2 мм; *д*—*з* — 1 мм.

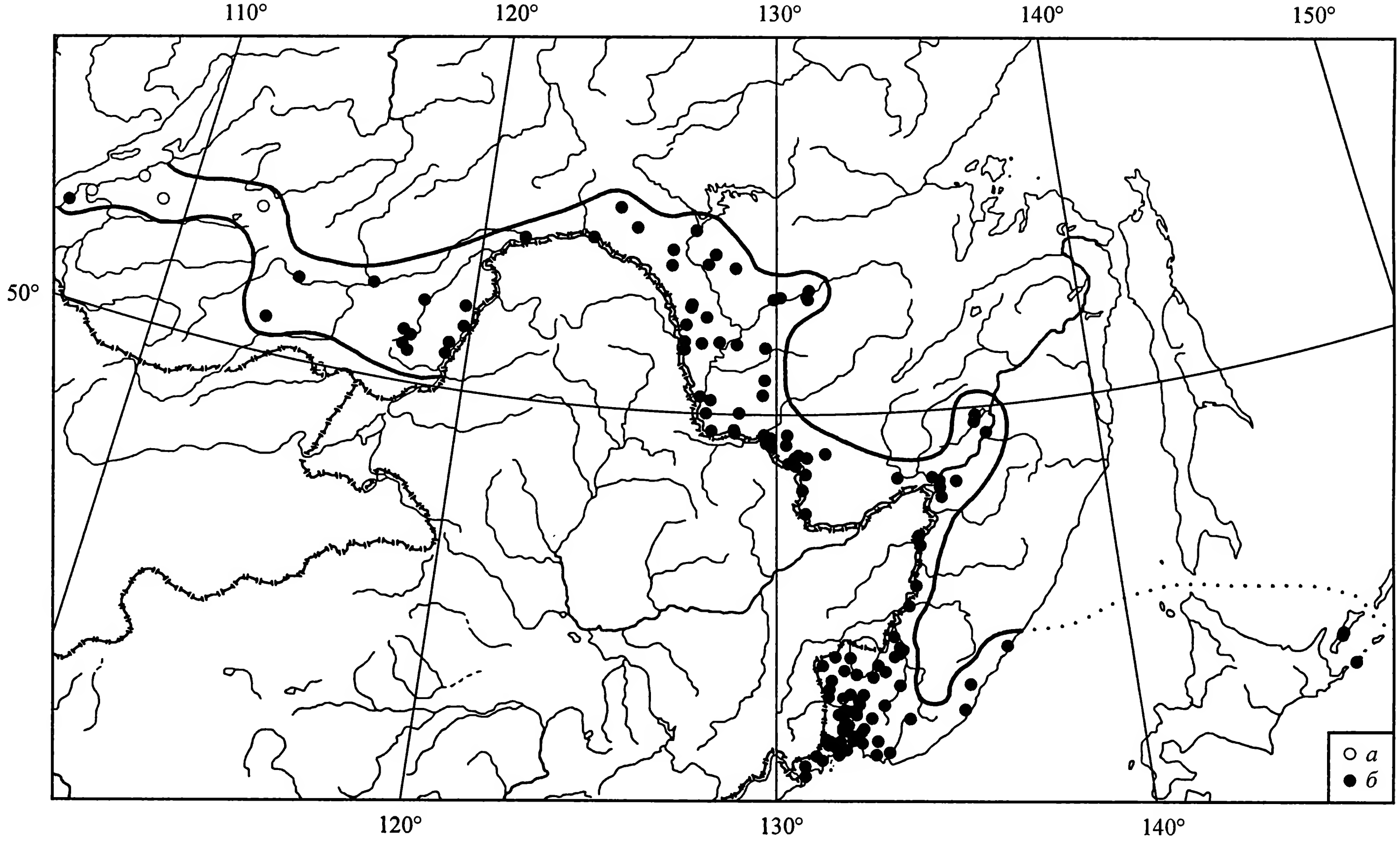


Рис. 5. Распространение *Tulotis hologlottis* на территории России.

а — местонахождения, указанные по гербарному материалу; *б* — по литературным данным (Иванова, 1987).

(Малокурильская гряда) нетипичны. Это, по-видимому, ненормально развитые экземпляры, имеющие непропорционально толстые стебли, короткие листья, часто раздвоенные на конце, и необычно густые соцветия.

2. *Limnorchis* Rydb., 1900, Mem. New York Bot. Gard., 1 : 104; Невский, 1935, во Фл. СССР 4 : 664. — *Platanthera* sect. *Limnorchis* (Rydb.) Luer, 1975, Nat. Orch. Unit. Stat. a. Canada: 178. — *Platanthera* [stat. indef.] *Hyperboreae* Reichb. f., 1851, Ic. Fl. Germ. 13—14 : 118. — *Pseudodiphryllum* Nevski, 1935, во Фл. СССР 4 : 752 (тип: *P. chorisianum* (Cham.) Nevski). — *Platanthera* subgroup *Limnorchis* Inoue, 1983, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, 13 : 354. — *Platanthera* group *Pseudodiphryllum* Inoue, 1983, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, 13 : 358.

Стеблекорневой тубероид узковеретеновидно утолщенный; почка возобновления находится в основании побега прошлого года. Вполне развитые листья очередные, в числе (2)3—7(8), редко сближены в средней части стебля, в числе 2. Губа от удлиненно-ланцетной до ромбовидной, со шпорцем (2)4—10(25) мм дл., у *L. chorisiana* яйцевидная, со шпорцем 0.5—2 мм дл. Рыльце более или менее плоское, находится на уровне прилипалец, у *L. chorisiana* крупное, занимает около 2/3 высоты колонки, широкое, спереди немного прикрывает теки пыльника. Доли рыльца более или менее слиты. Боковые лопасти клювика выемчатые или плоские. Поллиний с ножкой и прилипальцем от ланцетной до округлой формы. Массулы поллиния относительно немногочисленные. Аурикулы мелкие. Опыление ночными бабочками, реже мелкими жуками.

Лектотип (Efimov, hoc loco): *Limnorchis hyperborea* (L.) Rydb.

Соматическое число хромосом 2n = 42 показано для *L. chorisiana*, *L. dilatata*, *L. hyperborea*, *L. purpurascens* Rydb., *L. sparsiflora* (S. Watson) Rydb., *L. stricta* (Lindl.) Rydb., *Platanthera aquilonis* Sheviak (этот вид, по нашему мнению, также относится к роду *Limnorchis*), 63 — для *L. dilatata*, *L. purpurascens*, 80 — для *L. convallariifolia*, 84 — для *L. huronensis* (Nuttall) Rydb., *L. hyperborea*, (Хромосомные.., 1969; Числа.., 1993; Sheviak, 2003; Index.., 2006). Включает 10—15 видов, распространенных преимущественно в Северной Америке. Исключениями являются рассматриваемые в этой статье виды *L. chorisiana*, *L. convallariifolia* и *L. dilatata,* которые по дуге Алеутских островов заходят в северо-восточную Азию, *L. hyperborea* s. str., распространенный в Гренландии и Исландии, а также 2 вида рода *Platanthera*, которые, по нашему мнению, также должны быть перенесены в род *Limnorchis*: *P. holochila* с Гавайских островов и *P. azorica* с Азорских островов.

Этот род, морфологически близкий к *Platanthera*, представляет собой четко очерченную группу, представленную в основном близкими интрогрессирующими таксонами с нечеткими видовыми границами (Hultén, 1937, 1943; Hapeman, Inoue, 1997; Sheviak, 2003).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И РАЗНОВИДНОСТЕЙ РОДА *LIMNORCHIS*, ПРЕДСТАВЛЕННЫХ В РОССИИ

1. Вполне развитых листьев 2, они почти одинаковые, сближены или расставлены на небольшое расстояние (до 2.5 см). Цветки мелкие, листочки околоцветника менее 2 мм дл., губа яйцевидная. Прилипальца округлые . . . .
1. *L. chorisiana* 2

+ Вполне развитых листьев 3—10, они все более или менее равномерно расставлены вдоль стебля. Цветки крупные, листочки околоцветника более 3 мм дл., губа ланцетная, линейно-ланцетная или ланцетно-ромбическая. Прилипальца узкояйцевидные или ланцетные 3

2. Стебель более 20 см выс.; вполне развитые листья располагаются в средней части стебля или немного ниже его середины . . . . 1a. *L. chorisiana* var. *chorisiana*

+ Стебель менее 20 см выс.; вполне развитые листья сближены в основании стебля . . . .
. . . . 1б. *L. chorisiana* var. *elata*

3. Губа линейно-ланцетная или ланцетная, в основании почти не расширена; цветки зеленоватые . . . . 2. *L. convallariifolia*
+ Губа ланцетно-ромбическая, к основанию расширена; цветки белые . . . 3б. *L. dilatata* var. *albiflora*

1. *Limnorchis chorisiana* (Cham.) J. P. Anderson, 1945, Iowa State Coll. Journ. Sci. 19 : 187. — *Habenaria chorisiana* Cham., 1828, in Cham. et Schlecht., Linnaea 3 : 31. — *Peristylus chorisianus* (Cham.) Lindl., 1835, Gen. et Spec. Orch.: 297. — *Platanthera chorisiana* (Cham.) Reichb. f., 1851, Ic. Fl. Germ. 13—14 : 128; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 314; Ефимов, 2005, Нов. сист. высш. раст. 37 : 83. — *P. matsudai* Makino, 1902, Bot. Mag. Tokyo: 56 (синтипы: prov. Uzen, mt. Gassan, 23 VII 1887, R. Yatabe, S. Okubo (TI); prov. Echigo, mt. Myōkō-Zan, 28 VII 1894, S. Matsumura (местонахождение неизвестно)). — *Pseudodiphryllum chorisianum* (Cham.) Nevski, 1935, во Фл. СССР 4 : 650 (рис. 6).

Описан с Алеутских островов («Habitat in montosis Unalascheae passim»). Лектотип (Christenson, 1995 : 31—43, «holotype»): «Unalaschka, legit Cham.?, Hb. Cham.» (LE!; изолектотипы — G, GH, K, LE!, W; синтипы (6) — LE!).

Таксономические и номенклатурные вопросы, касающиеся этого вида, рассмотрены нами ранее (Ефимов, 2005). Вид представлен 2 разновидностями, между которыми очень редко встречаются переходные формы.

1a. *L. chorisiana* var. *chorisiana*. Рис. 6, *а—б*.

Сырые тундры, мохово-осоковые болота, лужайки на морских террасах. — **Дальн. Вост.:** Курил., Ком. (рис. 3, *2а*). Общ. распр.: Вост. Азия (острова Хоккайдо и Хонсю), Сев. Америка (Алеутские острова и зап. побережье до штата Вашингтон).

1б. Limnorchis chorisiana (Cham.) J. P. Anderson var. elata (Finet) Efimov comb. nov. — *Platanthera chorisiana* var. *elata* Finet, 1900, Bull. Soc. Bot. Fr. 47 : 278; Ефимов, 2005, Нов. сист. высш. раст. 37 : 83. — *P. ditmariana* Kom., 1914, Feddes Repert. 13 : 165; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 316 (лектотип (Efimov, hoc loco): Камчатка, бассейн р. Камчатка, у с. Пущина, горячие ключи, 24 VI 1909, В. Комаров N 2785 — LE!; изолектотипы — LE!, MW!). — *P. chorisiana* auct. non Reichb. f.: Воробьев, 1974, в Опред. высш. раст. Сах. и Курильских островов: 127, p. p., quoad syn. *P. ditmariana*; Якубов и Чернягина, 2004, Каталог фл. Камч.: 59, p. p., quoad syn. *P. ditmariana*. — *P. ditmariana* f. *longibracteata* Miyabe et Kudo, 1932, Journ. Fac. Agric. Hokk. Univ. 26, 3 : 367 (описан из Вост. Азии: «Hab. Yezo. Oshima. Kuriles. Etorofu». Местонахождение типа неизвестно). — *Pseudodiphryllum chorisianum* f. *elatum* (Finet) Nevski, 1935, во Фл. СССР 4 : 650 (рис. 6, *в—и*).

Описан из Японии («...du Japon...»). Синтипы: «Faurie: 2871, montagnes d'Otaru, VII 1888; 3295, collines d'Ishikari, IX 1888; 4995, foréts d'Akkeshi, IX 1889; 5499, montagnes de Shari, VII 1890; 5728, foréts d'Yesashi, VII 1890; 8309, montagnes entre Ota et Kudo, VII 1892; 8323, montagnes de Mashike, VII 1892; 13469, Tsurugizan, VII 1894, 1800 mètres altit» (P).

Березняки, высокотравные луга, в кустарниках, близ термальных источников. — **Дальн. Вост.:** Охот. (юг), Сах., Курил., Камч. (рис. 3, *2б*). Общ. распр.: Вост. Азия (острова Хоккайдо и Хонсю).

2. *L. convallariifolia* (Fisch. ex Lindl.) Rydb., 1901, Bull. Torrey Bot. Club 28 : 628; Невский, 1935, во Фл. СССР 4 : 665. — *Platanthera convallariaefolia* Fisch. ex Lindl., 1835, Gen. Sp. Orch.: 287 («*convallariifolia*»); Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 315. — *Orchis convallariifolia* Fisch., in sched. — *P. hyperborea* var. *convallariifolia* (Lindl.) Kraenzl., 1901, Orch. Gen. Sp.: 642. — *P. makinoi* Yabe, 1903,

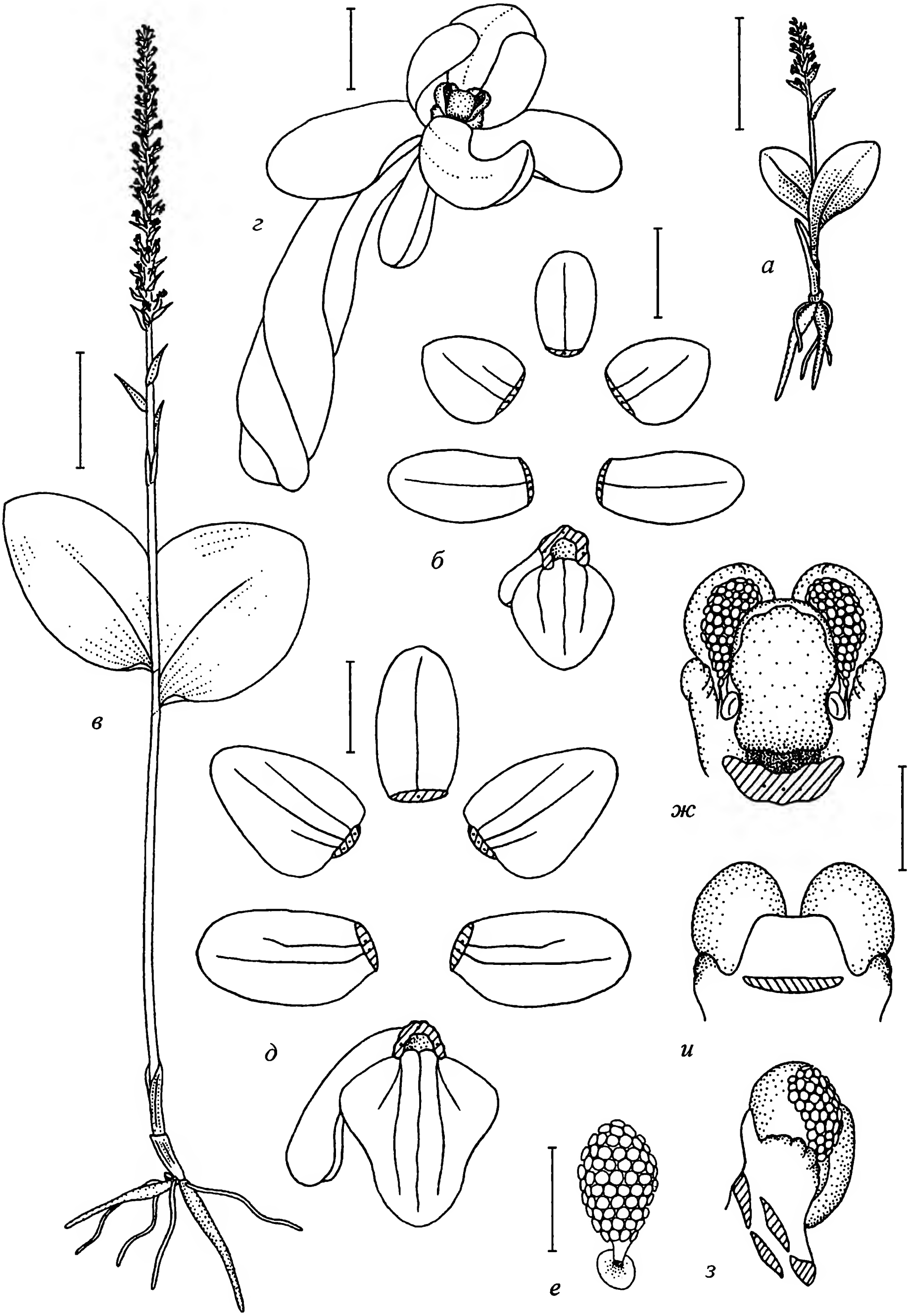


Рис. 6. *Limnorchis chorisiana* var. *chorisiana* и *L. chorisiana* var. *elata*.

L. chorisiana var. *chorisiana*: *а* — цветущее растение; *б* — расправленные листочки околоцветника. *L. chorisiana* var. *elata*: *в* — цветущее растение; *г* — цветок; *д* — расправленные листочки околоцветника; *е* — поллинарий; *ж* — колонка, вид спереди; *з* — колонка, вид сбоку; *и* — колонка, вид сзади. (По гербарным образцам: Курильские острова, 15 VII 1981, Баркалов, LE (*а—б*); о-в Сахалин, 10 VIII 1926, Коржевин — LE (*в—и*)). Масштабные линейки: *а, в* — 3 см; *б, г, д* — 1 мм; *е* — 0.4 мм; *ж—и* — 0.5 мм.

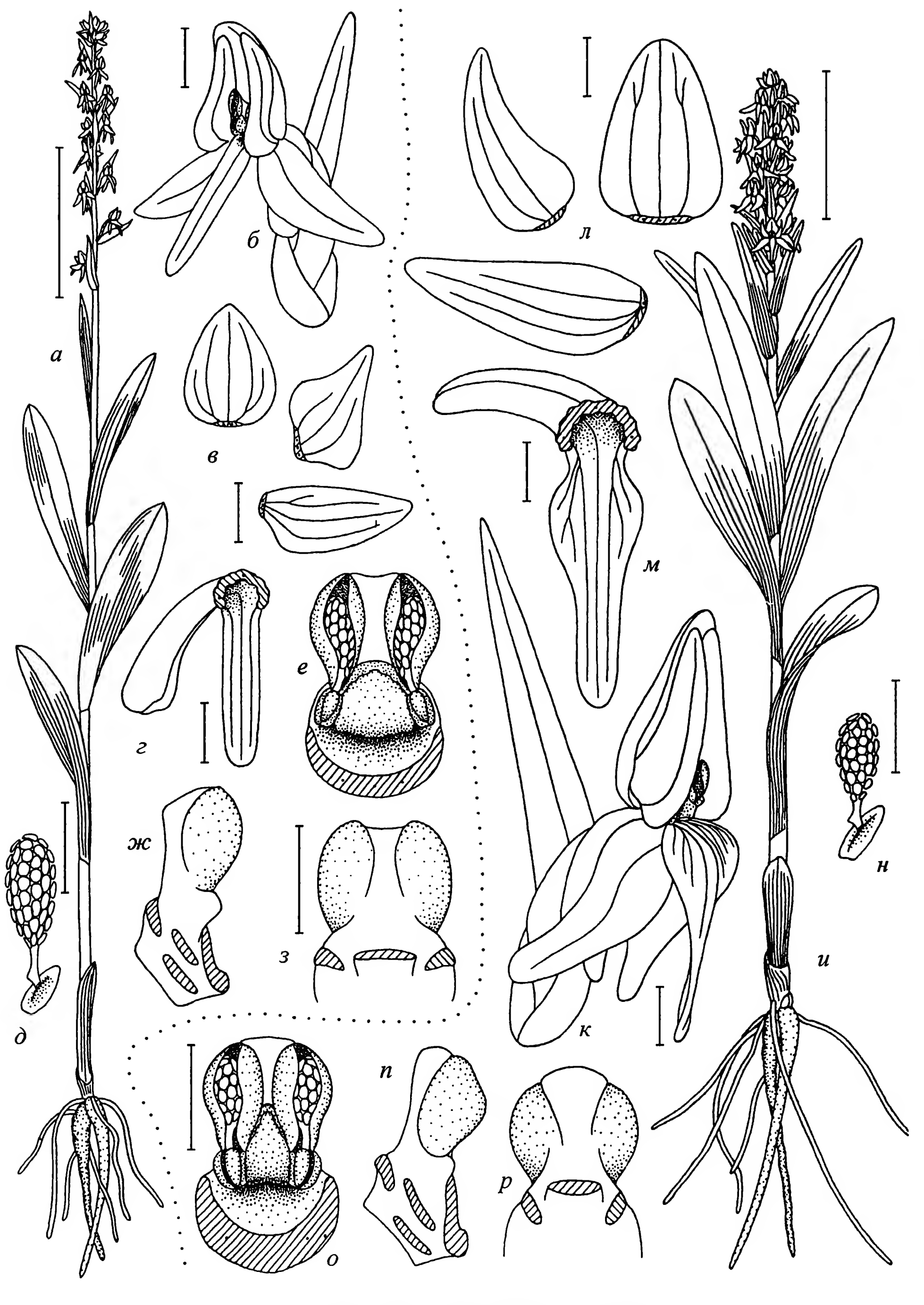


Рис. 7. *Limnorchis convallariifolia* и *L. dilatata.*

L. convallarifolia: *а* — цветущее растение; *б* — цветок; *в* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *г* — губа; *д* — поллинарий; *е* — колонка, вид спереди; *ж* — колонка, вид сбоку; *з* — колонка, вид сзади. *L. dilatata*: *и* — цветущее растение; *к* — цветок; *л* — расправленные листочки околоцветника (без губы); *м* — губа; *н* — поллинарий: *о* — колонка, вид спереди; *п* — колонка. вид сбоку; *р* — колонка, вид сзади. (По гербарному материалу: Камчатка, 5 VII 1908, Комаров — LE (*а*); о-в Кунашир, 27 VI 1959, Побединова, Коновалова, № 454 — LE (*б*—*з*); о-в Беринга, 4 VIII 2000, Татаренко — LE (*и*—*р*)). Масштабные линейки: *а, и* — 5 см; *б*—*г, к*—*м* — 2 мм; *д*—*з, н*—*р* — 1 мм.

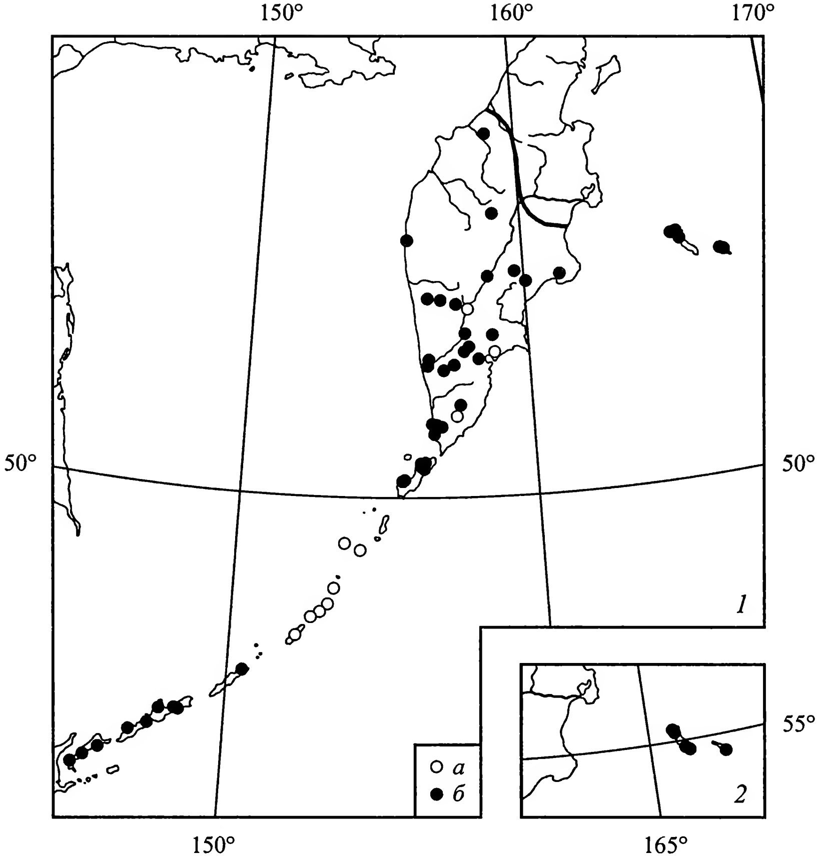


Рис. 8. Распространение *Limnorchis convallariifolia* (*1*) и *L. dilatata* (*2*) на территории России.
а — местонахождения, указанные по гербарному материалу; *б* — по литературным данным (Hultén, 1927; Tatewaki, 1954).

Bot. Mag. Tokyo, 17 : 19 (голотип: mt. Shirouma, 26 VIII 1902, Y. Yabe (TI)). — *P. hyperborea* var. *makinoi* (Yabe) Takeda, 1933, Kozan-shokubutsu-zui [Ic. Jap. Alp. Pl.], 89 : tab. 322. — *P. dilatata* subsp. *convallariifolia* (Lindl.) Soó, 1969, Ann. Univ. Sci. Budapest, Biol., 11 : 62. — *P. hyperborea* auct. non Lindl.: Комаров, 1927, Фл. Камч. 1 : 315; Hultén, 1927, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 5, 1 : 264; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 326; Ворош., 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 172. — *P. hyperborea* var. *viridiflora* auct. non Kitamura: Inoue, 1983, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, 13 : 355 (рис. 7, *а—з*).

Описан с Камчатки: «Hab. In Kamtschatka, (hab. s. sp. comm. cel. Prescott)» [Ex Herb. Fischer?]. Голотип: K?, BM?. Изотипы (?): LE!, NY.

Разнотравные болота, сырые луга, тундра, приморские склоны. — **Дальн. Вост.:** Курил., Камч., Ком. (рис. 8, *1*). Общ. распр.: Вост. Азия (о-в Хоккайдо, северная и центральная части о-ва Хонсю), Сев. Америка (п-ов Аляска).

Согласно первоописанию, типовой материал *L. convallariifolia* происходит из личного гербария Ф. Б. Фишера (и имеет его определения), изначально наметившего его к описанию как *Orchis convallariaefolia*. Хотя нам неизвестно, сохранился ли голотип (экземпляр, с которым работал Линдли), есть предположение (Невский, 1935), что Фишер основывал эпитет «convallariaefolia» на дубликате этого же сбора, оставшемся в LE. Это подтверждает несоответствие видового эпитета облику растения. Листья растений данного вида узкие, а не широкие, как указывает эпитет «convallariaefolia». Образец из

LE как раз содержит примесь листьев другого вида — *Neolindleya camtschatica* (Cham.) Nevski, листья которого сходны с *Convallaria*.

Некоторые авторы (см. синонимику) включают *Limnorchis convallariifolia* в *L. hyperborea* (L.) Rydb. s. l., считая *L. hyperborea* очень изменчивым видом, имеющим широкий ареал от Исландии до Японии. В недавних сводках, например во «Flora of North America...» (Sheviak, 2003), *Platanthera hyperborea* s. l. разделена на *P. hyperborea* s. str. (Гренландия и Исландия), *P. aquilonis* Sheviak и *P. huronensis* (Nuttall) Lindl. (восток и центр Северной Америки), *P. huronensis* и *P. stricta* Lindl. (запад Северной Америки, включая Аляску) и *P. convallariifolia* (Аляска, северо-восточная Азия). Отличия *Limnorchis convallariifolia* от близких североамериканских таксонов невелики. На п-ове Аляска распространены трудноопределимые гибриды видов *Limnorchis* с участием *L. convallariifolia*, в том числе с *L. dilatata* (Sheviak, 2003).

3. *L. dilatata* (Banks ex Pursh) Rydb., 1901, Bull. Torrey Bot. Club 28 : 622; Невский, 1935, во Фл. СССР 4 : 665. — *Orchis dilatata* Banks ex Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept.: 588. — *O. acuta* Banks in sched. — *Habenaria dilatata* (Banks ex Pursh) Hook., 1825, Exot. Fl.: pl. 95. — *Platanthera dilatata* (Banks ex Pursh) Lindl. ex Beck., 1833, Bot. North a. Middl. St.: 347; Вышин, 1996, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 316. — *P. hyperborea* var. *dilatata* (Banks ex Pursh) Kraenzl., 1901, Orch. Gen. Sp.: 642. — *Piperia dilatata* (Banks ex Pursh) Szlach. et Rutk., 2000, Acta Bot. Fenn. 169 : 380.

Описан из Канады: «In Labrador. Colmaster. v. s. in Herb. Dickson». Тип: BM?.

3а. *L. dilatata* var. *dilatata*.

Общ. распр.: Сев. Америка (США: Аляска, северо-запад и северо-восток; Канада).

3б. L. dilatata (Banks ex Pursh) Rydb. var. albiflora (Cham.) Efimov comb. nov. — *Habenaria borealis* var. *albiflora* Cham., 1828, Linnaea, 3 : 28. — *Platanthera dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Ledeb., 1853, Fl. Ross. 4 : 71. — *Piperia dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Szlach. et Rutk., 2000, Acta Bot. Fenn. 169 : 380 (рис. 7, *и—р*).

Описан с о-ва Уналашка: «Habit. ... in Unalaschka». Лектотип (Efimov, hoc loco): «Habenaria borealis α. albiflora Cham.!!!» (LE!).

Сырые разнотравные луга, приморские склоны. — **Дальн. Вост.:** Ком. (рис. 8, *2*). Общ. распр.: Сев. Америка (США: Аляска, северо-запад; зап. Канада).

В России данный вид находится на крайнем западном пределе своего распространения. Основной ареал вида находится в Северной Америке, где он представлен 3 разновидностями, которые достоверно отличимы не только по морфологическим, но и по молекулярным признакам (Wallace, 2003). Все разновидности при совместном произрастании свободно и часто скрещиваются как между собой, так и с другими видами рода *Limnorchis*. Гибриды *L. convallariifolia* × *L. dilatata*, как и гибриды с другими видами рода, встречаются на Алеутских островах и Аляске (Hultén, 1937; Sheviak, 2003). Однако в России на Командорских островах они пока не отмечены (В. В. Якубов, устн. сообщ.).

Благодарности

Приношу благодарность Л. В. Аверьянову за общее руководство работой, а также Л. А. Антоновой, Т. В. Егоровой, А. В. Ермошкину, Л. А. Жуковой, А. Б. Мельниковой, А. Н. Сенникову, С. Д. Шлотгауэр и В. В. Якубову.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-49595 и 06-04-63128) и президента РФ в рамках программы развития ведущих научных школ (НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б. Род Любка — *Platanthera* Rich. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 313—318.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Ефимов П. Г. О таксономическом статусе *Platanthera dimariana* Kom. (*Orchidaceae*) // Новости систематики высших растений. 2005. Т. 37. С. 47—52.

Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 1. Виды подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1713—1731.

Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 2. Виды из родства *P. mandarinorum*, *P. oligantha* и *P. sachalinensis* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 3. С. 402—419.

Иванова Е. В. Семейство *Orchidaceae* — Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. *Araceae* — *Orchidaceae*. С. 125—145.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Вып. 3. С. 377—718.

Невский С. А. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589—730, 750—754.

Пешкова Г. А. Семейство *Orchidaceae* — Орхидные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 234—245.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 554 с.

Татаренко И. В. Tulotis fuscescens (*Orchidaceae*) — новый вид для флоры острова Кунашир // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 111—112.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. 1—30. М.; Л., 1964. 262 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. *Moraceae* — *Zygophyllaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 1993. 427 с.

Якубов В. В., *Чернягина О. А.* Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 164 с.

Bateman R. M., *Hollingsworh P. M.*, *Preston J.* et al. Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 142. N 1. P. 1—40.

Cafferty S., *Jarvis C. E.* Typification of Linnaean specific and varietal names in the *Orchidaceae* // Taxon. 1999. Vol. 48. N 1. P. 45—50.

Chamisso A. De plantis arcticae, quae supersunt in Expeditione Romanzoffiana // Linnaea. 1831. Bd 6. P. 528—592.

Christenson E. A. Type specimens of *Orchidaceae* conserved at the Komarov Institute, St. Petersburg, Russia (LE) // Brittonia, 1995. Vol. 47. N 1. P. 31—43.

Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, 1993. 314 p.

Hapeman J. R., *Inoue K.* Plant-pollinator interactions and floral radiation in *Platanthera* (*Orchidaceae*) // T. J. Givnich, K. J. Sytsma (eds). Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge, 1997. P. 433—454.

Hultèn E. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands // Kungl. Sven. Vetenskapsakad. Handl. 1927. Tredje Ser. Bd 5. N 1. P. 1—346.

Hultèn E. Flora of the Aleutian islands. Stockholm, 1937. 397 p.

Hultèn E. Flora of Alaska and Yukon, 3 // Lunds Univ. Årsskr. 1943. Avd. 2. Bd 39. N 1. P. 413—568.

Index to Plant chromosome numbers (IPCN). 2006. http://mobot.mobot.org/W3N/Search/ipcn.html

Inoue K. Beetle pollination of *Platanthera chorisiana* (*Orchidaceae*) // J. Jap. Bot. 1981. Vol. 56. N 7. P. 213—217.

Inoué K. Systematics of the genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) in Japan and agjacent regions with special reference to pollination // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1983a. Sect. 3. Vol. 13. N 3. P. 285—374.

Inoue K. Notes on *Platanthera* (*Habenaria*) from Yunnan and northern Burma described by W. W. Smith // J. Jap. Bot. 1983в. Vol. 58. N 10. P. 306—315.

Inoue K. Phylogeny within the *Tulotis* group of the genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) by character compatibility analysis // J. Jap. Bot. 1986. Vol. 61. N 9. P. 276—286.

Lang K. Platanthera L. C. Rich. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing, 1999. T. 17. P. 285—327.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1853. Vol. 4. 741 p.

Luer C. A. The native orchids of the United States and Canada, excluding Florida. New York, 1975. 361 p.

Miyabe K. The flora of the Kurile Islands // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1890. Vol. 7. P. 103—275.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1068 p.

Sheviak C. J. Platanthera Richard // Flora of North America. Editorial Committee (eds). Flora of North America north of Mexico. New York and Oxford, 2003. Vol. 26. P. 551—571.

Su H. J. Orchidaceae // Flora of Taiwan. Ed. 2. Taipei, 2000. Vol. 5. P. 729—1086.

Szlachetko D. L., *Rutkowski P.* Gynostemia Orchidalium, I // Acta Bot. Fenn. 2000. N 169. P. 1—380.

Tatewaki M. Phytogeographical studies on *Orchidaceae* in the Islands of the North Pacific // Acta Horti Gotoburg. 1954. Vol. 19. N 3. P. 51—112.

Wallace L. E. An evaluation of taxonomic boundaries in *Platanthera dilatata* (*Orchidaceae*) based on morphological and molecular variation // Rhodora. 2003. Vol. 105. N 924. P. 322—336.

Webb D. A. Platanthera // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 331—332.

SUMMARY

The article is a review of species belonging to genera *Tulotis* Raf. and *Limnorchis* Rydb. (*Orchidaceae*) in Russia. These genera are represented in Russia by 6 species: *Tulotis fuscescens* (L.) Czer., *T. ussuriensis* (Regel et Maack) Hara, *T. hologlottis* (Maxim.) Efimov, *Limnorchis chorisiana* (Cham.) J. P. Anderson, *L. convallariifolia* (Lindl.) Rydb. and *L. dilatata* (Pursh) Rydb. For each species the data on taxonomy, the distribution maps in Russia, detailed morphological drawings are given. The reasons are given for the inclusion of *Tulotis hologlottis* in the genus *Tulotis*, not *Limnorchis*, as usually taken in Russian studies. Similarly, *Limnorchis chorisiana* is included in genus *Limnorchis*, which was usually treated before in Russian scientific literature as a member of monotypic genus *Pseudodiphryllum*. The combinations *Tulotis hologlottis* (Maxim.) Efimov, *Limnorchis dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Efimov and *Limnorchis chorisiana* var. *elata* (Finet) Efimov are proposed. Four taxa are lectotypified: *Tulotis*, *Limnorchis*, *Platanthera hologlottis* Maxim., *P. ditmariana* Kom. and *P. dilatata* var. *albiflora* (Cham.) Ledeb. The keys for the identification of the genera and species under discussion are given.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© Д. А. Брицкий

ОПЫТ СОЗДАНИЯ ОБЩЕДОСТУПНОГО ЭЛЕКТРОННОГО РЕСУРСА НА БАЗЕ КОЛЛЕКЦИИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ЛАБОРАТОРИИ ПАЛИНОЛОГИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН

D. A. BRITSKI. THE EXPERIENCE OF A DATA SOURCE OF COMMON ACCESS DEVELOPMENT ON THE BASE OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE POLLEN SPECIMENS COLLECTION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: dmibri@mail.ru, dmibri@binran.ru
Поступила 14.06.2006
Окончательный вариант получен 22.02.2007

На основе коллекции палинологических образцов Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН создана палинологическая иллюстрированная база данных, доступная через Интернет. Проект реализован с использованием системы управления базами данных PostgreSQL. База данных доступна по адресу http://www.polba.binran.ru. Описанные технические решения могут представлять интерес для всех специалистов, работающих над созданием электронных версий биологических коллекций.

Ключевые слова: палинология, морфология пыльцы, базы данных, ботанические коллекции.

Палинотека (коллекция образцов пыльцевых зерен) БИН существует с 1960 г., когда в институте была основана палинологическая группа (Архангельский, 1997). С тех пор коллекция регулярно пополняется и в 1997 г. насчитывала более 12 000 образцов. Она явилась основой для большинства палинологических исследований и была ценным справочным ресурсом не только для палинологов и систематиков БИН, но и многих специалистов Советского Союза, регулярно посещающих институт.

По мере возрастания числа образцов и старения коллекции возник целый ряд проблем по ее поддержанию в рабочем состоянии. Основной проблемой является то обстоятельство, что палинологические образцы в силу специфики методики их изготовления (Erdtman, 1952) после ацетолизной обработки заключаются в глицерин-желатин. Такие препараты больше подвержены естественному старению, чем, например, гистологические препараты, залитые в бальзам. Применение бальзама в нашем случае практически невозможно, поскольку исключается возможность ориентировать в пространстве исследуемое пыльцевое зерно. Наиболее обычными возрастными изменениями препарата являются обесцвечивание пыльцевого зерна и частичная деструкция глицерин-желатина. В результате часть образцов со временем приходится обновлять, что не всегда возможно в связи с недостатком гербарного материала. Кроме того, ни одна материальная коллекция не застрахована от частичной или полной утраты в результате воздействия внешних факторов. В нашем случае таким воздействием явилась авария системы центрального отопления в 1999 г.

Утрата ценной палинологической информации могла бы быть предотвращена изготовлением фотографий всех препаратов согласно принятым в палинологии стандартам (что уже было частично сделано ранее). Преобразование в цифровую форму существенно повысило бы их сохранность (в связи с возможностью резервного копирования), а осуществление доступа к данным по сети сделало бы данные коллекции доступными для широкого круга специалистов.

В большинстве палинологических лабораторий мира имеются собственные коллекции образцов. На основе некоторых из них созданы электронные информационные ресурсы, к которым организован доступ через Интернет. Большинство из них представляет собой наборы изображений и/или описаний пыльцевых зерен в формате html, размещенных на сайте лаборатории, некоторые — организованы в виде электронных баз данных с возможностью поиска по тем или иным признакам. Примером наиболее успешной реализации подобного рода проектов является «PalDat», палинологическая база данных (БД) Университета Вены (http://paldat.botanik.univie.ac.at, http://www.paldat.org). Web-интерфейс этой БД предоставляет конечному пользователю возможность поиска по целому ряду критериев. В России палинологическая БД по представителям рода *Centaurea* (*Asteraceae*) поддерживалась в Московском государственном университете. Организация доступа к БД через Интернет является чрезвычайно важной чертой таких ресурсов, поскольку позволяет избежать напрасной траты сил и времени на исследования одинаковых объектов в разных лабораториях по всему миру.

Исходя из этого была предпринята попытка перевода коллекции в цифровую форму и создания на ее базе общедоступного электронного ресурса. При этом ставились следующие задачи.

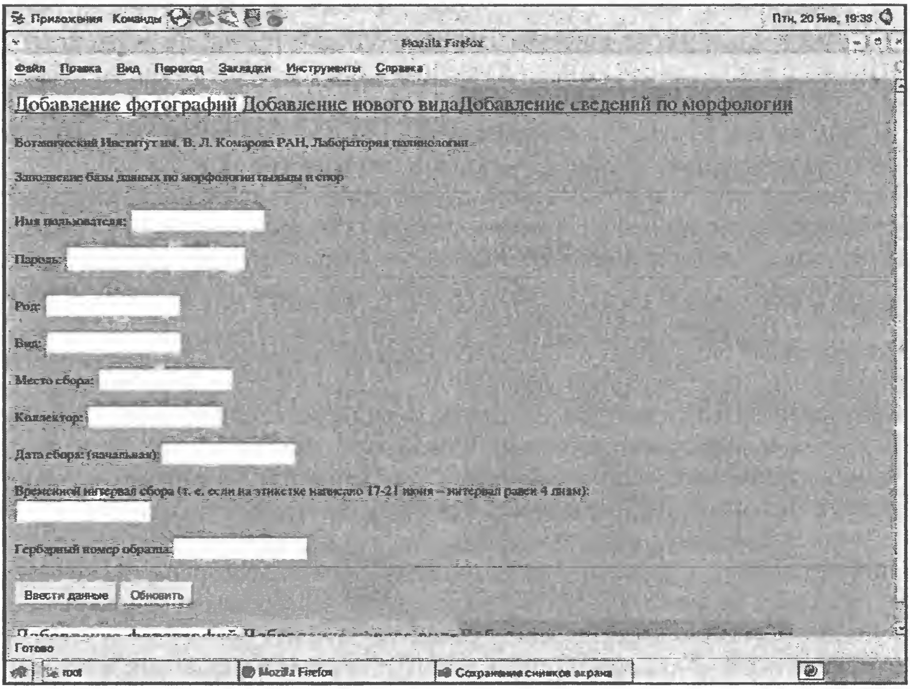
1. Изготовление цифровых микрофотографий описаний пыльцевых зерен с имеющихся препаратов.
2. Составление кратких формализованных описаний пыльцевых зерен.
3. Размещение микрофотографий и сведений по морфологии пыльцевых зерен в электронной БД, построенной таким образом, чтобы иметь возможность поиска как по таксономии, так и по морфологическим признакам пыльцевого зерна.
4. Создание Web-интерфейса и размещение БД на сервере БИН.

Необходимое программное обеспечение должно было быть: 1) по возможности бесплатным, поскольку использование коммерческого продукта для некоммерческого проекта, мягко говоря, нерентабельно; 2) совместимым с другими системами и регулярно обновляющимся; 3) достаточно широко распространенным, чтобы по нему имелось необходимое количество справочной информации; 4) легким для освоения; 5) обладающим высокой степенью надежности.

В качестве системы управления базами данных была выбрана PostgreSQL , обладающая целым рядом подходящих нам характеристик.

Испробовав несколько вариантов оборудования для цифровой микрофотографии, мы пришли к выводу о необходимости использования камеры со сменной оптикой, присоединенной к микроскопу через специальный переходник. Камеры, снабженные несъемным объективом, как правило, не позволяют осуществлять микрофотографирование с иммерсионными объективами микроскопа (×100, ×90) без искажений.

После получения изображений составляются краткие формализованные описания, содержащие следующие сведения: семейство, род, вид, автор вида, агрегатное состояние пыльцевого зерна, очертания с полюса и экватора, характер поверхности, форма, морфология и количество экто- и эндоапертур, исследованный образец.


Приложения Команды
Птн, 20 Янв, 19:33
Mozilla Firefox
Файл Правка Вид Переход Закладки Инструменты Справка
Готово
root
Mozilla Firefox
Сохранение снимков экрана

Добавление фотографий Добавление нового видаДобавление сведений по морфологии

Ботанический Институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаборатория палинологии

Заполнение базы данных по морфологии пыльцы и спор

Имя пользователя:

Пароль:

Род:

Вид:

Место сбора:

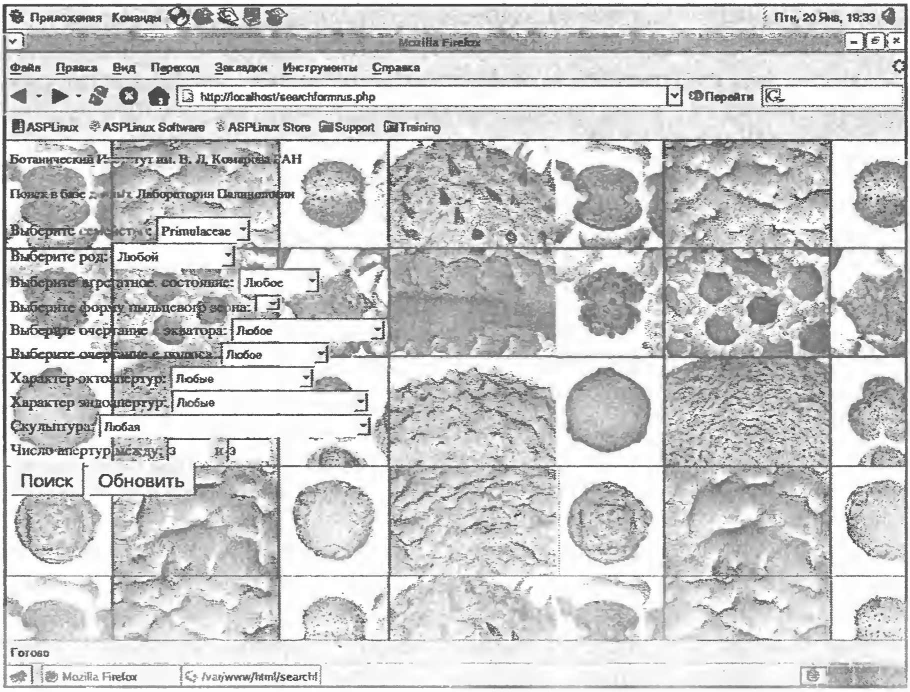
Коллектор:

Дата сбора: (начальная):

Временной интервал сбора (т. е. если на этикетке написано 17-21 июня – интервал равен 4 дням):

Гербарный номер образца:

Рис. 1. Административный интерфейс базы данных.


Приложения Команды
Птн, 20 Янв, 19:33
Mozilla Firefox
Файл Правка Вид Переход Закладки Инструменты Справка
http://localhost/searchformrus.php
Перейти
ASPLinux ASPLinux Software ASPLinux Store Support Training
Готово
Mozilla Firefox
/var/www/html/search

Ботанический Институт им. В. Л. Комарова РАН

Поиск в базе данных Лаборатория Палинологии

Выберите семейство: Primulaceae

Выберите род: Любой

Выберите агрегатное состояние: Любое

Выберите форму пыльцевого зерна:

Выберите очертание экватора: Любое

Выберите очертание с полюса: Любое

Характер эктоапертур: Любые

Характер эндоапертур: Любые

Скульптура: Любая

Число апертур между: 3 и 3

Рис. 2. Пользовательский интерфейс базы данных.

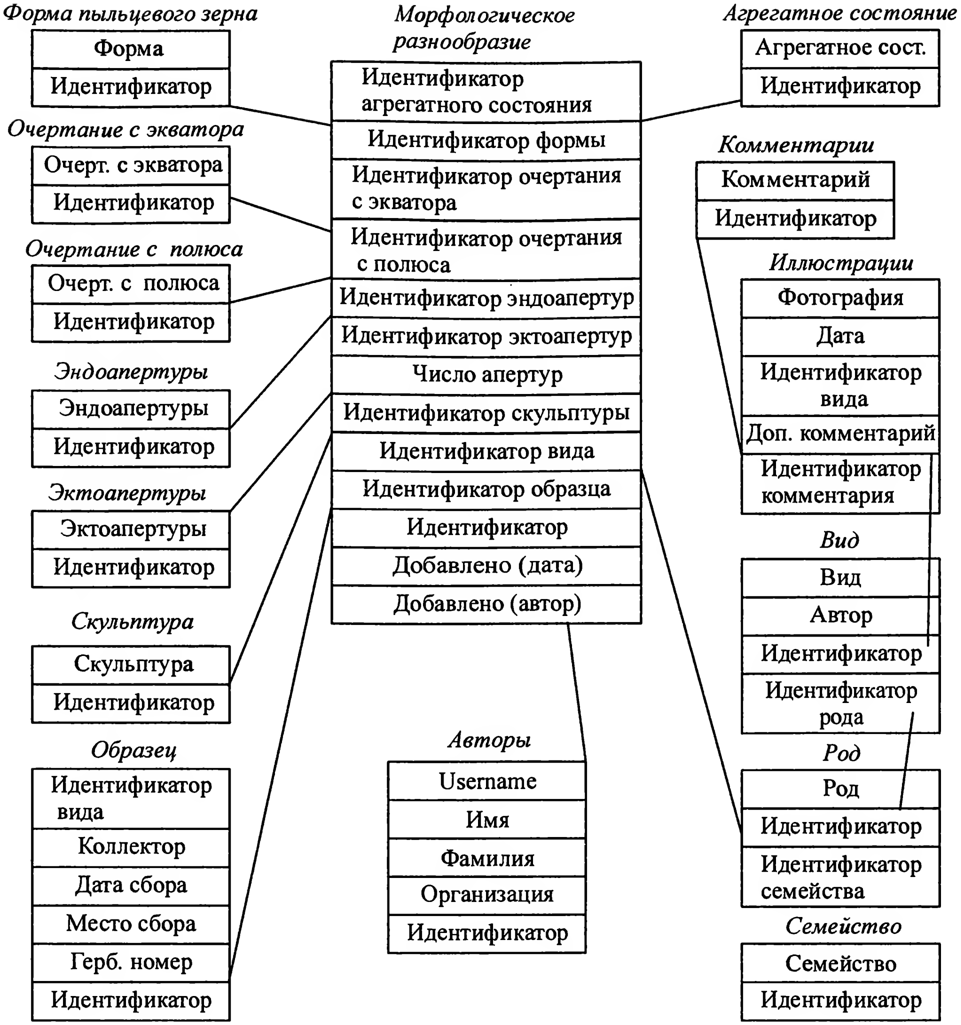
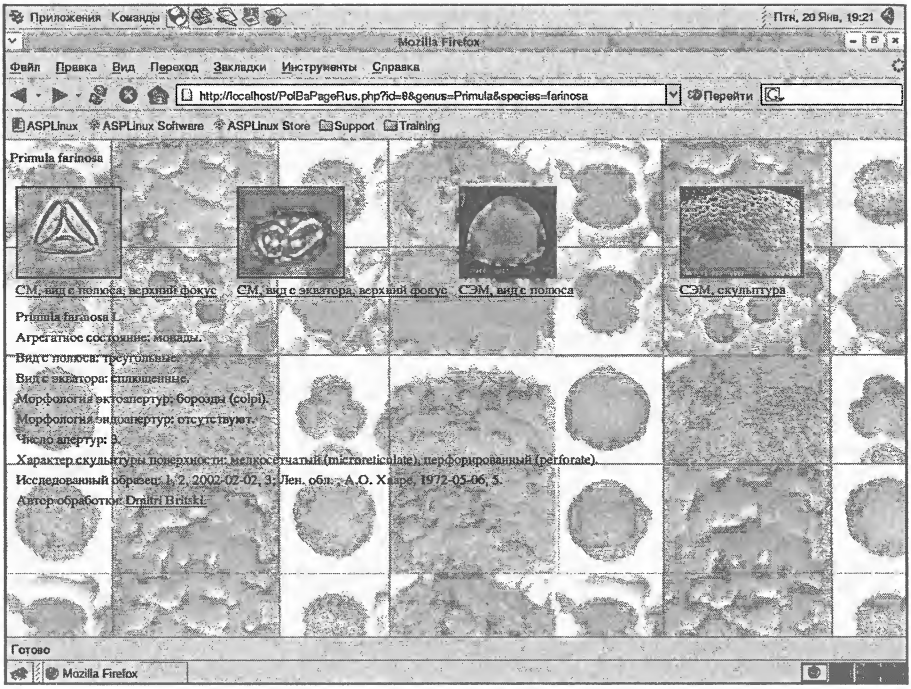


Рис. 3. Структура базы данных.
Курсивом выделены названия таблиц, в рамках — названия полей таблиц.

На основе составленных описаний осуществляется заполнение БД. Для этих целей был написан отдельный административный интерфейс на основе Php4 (рис. 1), обеспечивающий возможность постоянного пополнения БД, в том числе с удаленного клиентского компьютера.

База данных размещена на специально выделенном для этой цели компьютере, работающем под управлением ОС Linux (ASP Linux 11.0), с установленными на нем системой управления БД PostgreSQL 7.3.1 и Web-сервером Apache 2.0. Компьютер подсоединен к локальной сети БИН и доступ к содержащейся в нем информации возможен как из локальной сети, так и через Интернет по адресу http://www.polba.binran.ru.

Основанный на Php4 пользовательский Web-интерфейс БД предусматривает возможность поиска по морфологическим и таксономическим признакам (рис. 2). Насколько нам известно, это первая в России общедоступная палинологическая БД, предоставляющая такую возможность.


Приложения Команды
Птн, 20 Янв, 19:21
Mozilla Firefox
Файл Правка Вид Переход Закладки Инструменты Справка
http://localhost/PolBaPageRus.php?id=8&genus=Primula&species=farinosa
Перейти
ASPLinux ASPLinux Software ASPLinux Store Support Training
Готово
Mozilla Firefox

Primula farinosa

СМ, вид с полюса, верхний фокус СМ, вид с экватора, верхний фокус СЭМ, вид с полюса СЭМ, скульптура

Primula farinosa L.
Агрегатное состояние: монады.
Вид с полюса: треугольные.
Вид с экватора: сплющенные.
Морфология эктоапертур: борозды (colpi).
Морфология эндоапертур: отсутствуют.
Число апертур: 3.
Характер скульптуры поверхности: мелкосетчатый (microreticulate), перфорированный (perforate).
Исследованный образец: 1, 2, 2002-02-02, 3; Лен. обл. , А.О. Хаапе, 1972-05-06, 5.
Автор обработки: Dmitri Britski.

Рис. 4. Web-страница, сформированная в результате выполнения запроса.

Созданная БД насчитывает 15 таблиц (рис. 3). Первая версия БД содержала также таблицу гиперссылок на статические html-документы с фотографиями и описанием пыльцевых зерен, размещенными в корневом каталоге Web-сервера. Однако R. Buchner, работающий на кафедре ультраструктуры и палинологии Университета Вены и являющийся одним из первопроходцев в деле разработки палинологических БД (Buchner, Weber, 2000), указал нам на ошибочность такого технического решения. В настоящее время схема БД и ее интерфейс изменены так, чтобы в результате пользовательского запроса формировались динамические Web-страницы, организованные по единому шаблону (рис. 4).

Значительное время ушло на разработку и насыщение БД. Ее заполнение начато в марте 2005 г. На момент подключения к Интернету в БД содержались фотографии и сведения по морфологии пыльцевых зерен 122 видов растений, относящихся преимущественно к сем. *Primulaceae*. Это количество постоянно увеличивается в процессе работы.

Для того чтобы усилить эффективность как нашей БД, так и других ресурсов сходной направленности, необходима кооперация между лабораториями, работающими над созданием палинологических информационных ресурсов, и интеграция их в единую информационную систему.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д. Б. История и перспективы развития палинологии в Ботаническом институте РАН // Тез. докл. IX Всерос. палинолог. конф. М., 1999. С. 10.

Britski D. New digital life of old palynological collection // Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, 2005. P. 664.

Buchner R., Weber M. PalDat — a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. 2000. http://paldat.botanik.univie.ac.at/

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

SUMMARY

After years of working with palynological specimens collection of the Komarov Botanical Institute, we have developed an illustrated palynological searchable online database on the collection base. The project was realized with PostgreSQL database management system. The database is accessible via Internet: http://www.polba.binran.ru. The described technical decision could be of interest for a wide range of specialists engaged with digital versions of biological collections.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.622(470)

© А. А. Красников, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло, Т. В. Анькова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *CHENOPODIACEAE* И *ASTERACEAE* ИЗ СИБИРИ И ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

A. A. KRASNIKOV, M. N. LOMONOSOVA, D. N. SHAULO, T. V. AN'KOVA.
CHROMOSOME NUMBERS OF THE *CHENOPODIACEAE* AND *ASTERACEAE* SPECIES FROM SIBERIA AND EAST KAZAKHSTAN

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: lomonosova@csbg.nsc.ru, tarax@mail.ru
Поступила 13.02.2007

Приведены числа хромосом (2n) для 9 видов из сем *Chenopodiaceae* и 20 видов из сем. *Asteraceae* из Восточного Казахстана и Сибири.

Ключевые слова: *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, числа хромосом, Сибирь, Казахстан.

Сем. *CHENOPODIACEAE*

Chenopodium album L., **2n = 54.** Россия, Новосибирская обл., Сузунский р-н, окр. пос. Мереть, 1998, № 40, Д. Шауло. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.: Зайсанский р-н, окр. г. Зайсан, 2001, № 181, М. Ломоносова; Зыряновский р-н, окр. пос. Новая Бухтарма, 49°38′ с. ш., 83°31′ в. д., высота 350 м над ур. м., 2006, № 86, 87, Д. Шауло.

C. novopokrovskianum (Aellen) Uotila, **2n = 36.** Россия, Республика Тыва, Эрзинский р-н, окр. оз. Шаранур, 2003, № 346а, М. Ломоносова.

Число хромосом является хорошим дополнительным диагностическим признаком наряду с размером семян и формой листьев для разграничения этого тетраплоидного вида от гексаплоидного *C. album*, с которым он долгое время смешивался.

C. strictum Roth, **2n = 36.** Россия, Новосибирская обл., Сузунский р-н, окр. пос. Мереть, 1998, № 44, Д. Шауло. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н: у переправы через Бухтарминское водохранилище, 2001, № 99, М. Ломоносова; там же, окр. д. Куйган, 2001, № 107, она же.

Corispermum elongatum Iljin, **2n = 18.** Россия, Республика Тыва, Кызыльский р-н, оз. Хадын, 1989, № 53, М. Ломоносова, О. Жданова, Д. Шауло.

Определение числа хромосом этого вида с территории Сибири сделано впервые. В литературе имеются такие данные только для Дальнего Востока (Пробатова, Соколовская, 1990).

Salicornia perennans Willd., **2n = 18.** Россия, Республика Саха (Якутия), окр. г. Якутска, 2004, В. Захарова.

Ранее это число хромосом было нами опубликовано для «*S. europaea* L.» (Ломоносова, Красников, 1993). Однако в дальнейшем оказалось, что данные образцы, как и большинство растений из Сибири, относятся к *S. perennans*.

Salsola soda L., **2n = 18.** Россия, Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. д. Белое, 2003, № 392, М. Ломоносова.

Число хромосом этого евразиатского вида для территории России приводится впервые.

Suaeda corniculata (C. A. Mey.) Bunge, **2n = 54.** Россия, Республика Тыва, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржаан, 2003, № 380, М. Ломоносова. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.: Курчумский р-н, подножие горы Караберик, 2001, № 145, она же; Зайсанский р-н, окр. г. Зайсан, 2001, № 173, она же.

S. linifolia Pall., **2n = 18.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, окр. с. Дарственное, 2001, № 118, М. Ломоносова.

Число хромосом этого вида для территории Казахстана приводится впервые. Ранее эти данные были известны только для юга Сибири (Ломоносова, Красников, 1993; Ломоносова, Красников, Красникова, 2001).

Сем. *ASTERACEAE*

Aster alpinus L., **2n = 36.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Ульбинский хр., окр. д. Дородница, отроги горы Студенуха, 49°49′ с. ш., 83°47′ в. д., высота 1300 м над ур. м., 2004, № 19, А. Красников, О. Жирова, Т. Анькова.

Carduus crispus L., **2n = 22.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., окр. г. Усть-Каменогорска, 49°37′ с. ш., 83°27′ в. д., высота 450 м над ур. м., 2004, № 78, А. Красников, О. Жирова.

Carlina biebersteinii Bernh. ex Hornem., **2n = 20.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Ульбинский хр., окр. пос. Новая Бухтарма, долина р. Осиновка (правый приток р. Тургусун), 49°53′ с. ш., 83°31′ в. д., высота 668 м над ур. м., 2006, № 92, Д. Шауло.

Cirsium vulgare (Savi) Ten, **2n = 34.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, окр. пос. Новая Бухтарма, 49°38′ с. ш., 83°31′ в. д., высота 350 м над ур. м., 2006, № 88, Д. Шауло.

Conyza canadensis (L.) Cronq., **2n = 18.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, окр. пос. Новая Бухтарма, 49°38′ с. ш., 83°31′ в. д., высота 350 м над ур. м., 2006, № 86, Д. Шауло.

Crepis tectorum L., **2n = 8.** Россия: Новосибирская обл., Ордынский р-н, окр. д. Черемшанка, 54°13′ с. ш., 81°29′ в. д., высота 183 м над ур. м., 2004, № 89, Д. Шауло, А. Красников; Республика Хакасия: окр. г. Абакана, 1987, А. Красников; Усть- Абаканский р-н, окр. пос. Пригорска, 2003, он же; Ширинский р-н, окр. пос. Шира, 2003, он же.

Erigeron politus Fries., **2n = 18.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, окр. пос. Новая Бухтарма, Ульбинский хр., долина р. Осиновка (правый приток р. Тургусун), 49°53′ с. ш., 83°50′ в. д., высота 668 м над ур. м., 2006, № 92, Д. Шауло.

Galinsoga parviflora Cav., **2n = 32.** Россия, Республика Тыва, окр. г. Кызыла, 51°45′ с. ш., 94°20′ в. д., 2003, № 332, М. Ломоносова.

Heteropappus altaicus (Willd.) Novopokr., **2n = 36.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Нарымский хр., берег Бухтарминского водохранилища, 49°21′ с. ш., 84°01′ в. д., высота 399 м над ур. м., 2006, № 96, Д. Шауло.

Hieracium korshinskyi Zahn, **2n = 27.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н: Ульбинский хр., окр. д. Дородница, окр. горы Студенуха, 49°49′ с. ш., 83°47′ в. д., высота 1300 м над ур. м., 2004, № 16, А. Красников, О. Жирова, Е. Басаргин; там же, 2004, № 21, О. Жирова, А. Красников, И. Илларионова; там же, перевал Михалево, высота 1000 м над ур. м., 2004, № 25, А. Красников, О. Жирова, Е. Басаргин.

Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey., **2n = 18.** Россия, Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Усть-Бюрь, 2004, № 646, М. Ломоносова.

Pilosella dublitzkii (B. Fedtsch. et Nevskii) Sennik., **2n = 36.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Ульбинский хр., окр. горы Щебнюха, 50°02′ с. ш., 84°07′ в. д., высота 700 м над ур. м., 2004, № 49, А. Красников, О. Жирова, Е. Басаргин.

P. echioides (Lumn.) B. Schultz et Sch. Bip., **2n = 18.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, окр. пос. Новая Бухтарма, 49°37′ с. ш., 83°27′ в. д., высота 450 м над ур. м., 2004, № 66, А. Красников, О. Жирова, И. Илларионова.

Prenanthes angustifolia Boulos, **2n = 16.** Россия, Республика Тыва, Кызыльский р-н, окр. оз. Чедер, 51°48′ с. ш., 94°48′ в. д., 2003, № 332, М. Ломоносова.

Saussurea controversa DC., **2n = 26.** Россия, Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Усть-Бюрь, 2004, № 641а, М. Ломоносова.

Senecio viscosus L., **2n = 40.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Ульбинский хр., в 4 км западнее пос. Новая Бухтарма, 49°37′ с. ш., 83°27′ в. д., высота 450 м над ур. м., 2004, Т. Анькова.

Taraxacum officinale Wigg. s. l., **2n = 24.** Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Ульбинский хр.: долина р. Осиновка (правый приток р. Тургусун), 49°53′ с. ш., 83°50′ в. д., высота 668 м над ур. м., 2006, № 92, Д. Шауло; там же, окр. пос. Новая Бухтарма, 49°38′ с. ш., 83°31′ в. д., высота 350 м над ур. м., 2006, № 88, он же.

Tragopogon dubius Scop., **2n = 12.** Россия: Новосибирская обл.: Карасукский р-н, окр. пос. Шилово-Курья, 54°02′ с. ш., 78°29′ в. д., высота 129 м над ур. м., 2004, № 98, Д. Шауло, А. Красников; там же, окр. г. Новосибирска, Академгородок, 2000, № 15, А. Красников; Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Пригорска, 2003, № 21, А. Красников. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, Ульбинский хр., окр. д. Александровка, 49°43′ с. ш., 83°18′ в. д., 2004, А. Красников, О. Жирова, Т. Анькова.

T. orientalis L., **2n = 12.** Россия, Республика Хакасия, Аскизский р-н, окр. пос. Аскиз, 2003, № 20, А. Красников.

Youngia tenuicaulis (Babc. et Stebb.) Czer., **2n = 10.** Россия, Республика Тыва, Чаа-Хольский р-н, хр. Хор-Тайга, долина р. Хемчик, 2004, Д. Шауло.

Определения чисел хромосом для сем. *Asteraceae* с территории Казахстана практически отсутствуют.

Гербарные образцы изученных видов хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS).

Благодарности

Авторы благодарны В. И. Захаровой (г. Якутск) за присланные семена *Salicornia perennans*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48778а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ломоносова М. Н., Красников А. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 158—159.

Ломоносова М. Н., Красников А. А., Красникова С. А. Числа хромосом видов семейства *Chenopodiaceae* из Сибири // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 145—146.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 9 species of the family *Chenopodiaceae* and 20 species of the family *Asteraceae* from Kazakhstan and Siberia are given.

ТОМ 92 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2007, № 9

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© **Б. М. Миркин, А. А. Мулдашев**

В. А. Агафонов. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж: Воронежский государственный университет, 2006. 250 с.

B. M. MIRKIN, A. A. MULDASHEV. *V. A. AGAFONOV.* STEPPE, CALCIPHILOUS, PSAMMOPHILOUS AND HALOPHYLOUS ECOLOGICAL-FLORISTIC COMPLEXES OF THE MIDDLE DON BASIN: THEIR HISTORY AND CONSERVATION. VORONEZH: VORONEZH UNIVERSITY PRESS, 2006. 250 P.

Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, Проспект Октября, 69
E-mail: geobot@bashner.ru
Поступила 01.06.2006

Бассейн Среднего Дона, как и большинство других равнинных территорий с плодородными почвами и климатом, благоприятным для земледелия, подвергся сильнейшей антропогенной трансформации. Как отмечает автор, масштабы этой трансформации сравнимы с последствиями ледникового периода.

Зональный тип растительности — луговые степи, определявшие ландшафтное разнообразие среднерусской лесостепи, перешли на положение антропогенного реликта. «Существенно сократились или преобразованы и без того не имевшие широкого распространения в регионе местообитания галофильных и псаммофильных эколого-флористических комплексов...» (с. 3). По этой причине в равной мере актуальны изучение сохранившихся «антропогенных реликтов» и разработка рекомендаций по сохранению их фиторазнообразия (этот термин, который использует автор, возможно, не вполне удачен, но хорошо отражает суть исследованного феномена).

Следует отметить три главных достоинства монографии В. А. Агафонова.

Во-первых, тщательное использование результатов работы ботаников, которые исследовали этот регион в прошлом. Список именитых ботаников, изучавших Воронежскую лесостепь, включает Т. Гербера, И. А. Гюльденштедта, С. Г. Гмелина, П. С. Палласа, Г. И. Танфильева, Д. И. Литвинова, Б. А. Келлера, А. И. Мальцева, Т. И. Попова, Н. Ф. Комарова, Б. М. Козо-Полянского, Н. С. Камышева, С. В. Голицына, Ю. А. Доронина, Н. Н. Цвелёва, К. Ф. Хмелева и др. Читая книгу Агафонова, вспоминаешь афоризм «Никто не забыт, и ничто не забыто».

Во-вторых, большой личный вклад автора, который исследовал эти «антропогенные реликты» в течение 20 лет.

В-третьих, безупречная ботаническая грамотность, что позволило Агафонову успешно решать вопросы определения видовой принадлежности трудных родов. В результате проведенных исследований он выявил более 20 новых видов, ранее неизвестных в регионе, и установил новые местонахождения более чем 150 видов сосудистых растений. Не случайно среди тех, кого благодарит Агафонов, указан выдающийся систематик и флорист Н. Н. Цвелёв. Он же является рецензентом книги, что само по себе может восприниматься как «знак качества».

В монографии 8 глав 1-я посвящена природным условиям исследованного региона. Подчеркивается, что территория климатически неоднородна и в направлении с северо-запада на юго-восток количество осадков снижается с 600—650 до 450 мм. Соответственно растительный покров также меняется от лесостепного до степного. Лесные сообщества представлены дубравами и сосняками, в речных поймах встречаются луга, как правило, солончакового варианта.

Очень содержательно написана глава 2 — «История изучения растительного покрова». Ключевые фигуры ботаников нами уже перечислены, отметим лишь, что в последние десятилетия флора и растительность Придонья исследовалась В. Н. Тихомировым, Г. И. Барабаш, Т. И. Кунаевой, М. В. Чернобыловой. Автор публикует результаты своих исследований, начиная с 1991 г.

Глава 3 называется «Очерк истории фомирования эколого-флористических комплексов бассейна Среднего Дона». Автор цитирует работу Р. В. Камелина (1973), который писал о крайней сложности точной детализации гипотетических построений по истории флоры, которые оказываются «псевдоточными». Однако, как полагает Агафонов, «это не должно служить основанием для отказа от попыток воссоздания в основных чертах истории формирования растительного покрова на региональном уровне с использованием современных данных, которые впоследствии могут быть детализированы и учтены при осмыслении нового фактического материала, полученного с использованием новых подходов» (с. 23). По Е. А. Спиридоновой (1991), рассматривается диапазон смен растительности при колебаниях климата в верхнем плейстоцене и голоцене. В холодные периоды флора пополнялась за счет бореальных видов, а в теплые — за счет волн миграции южно-степных и пустынных видов. Все это дает Агафонову основания рассматривать флору Придонья как преимущественно аллохтонную. «Современная флора региона в основном представляет собой набор таксонов, прошедших своеобразное сито эдафоклиматического отбора с конца суббореального периода голоцена» (с. 30).

В главе 4 — «Флористическое районирование территории» — описана достаточно детальная схема районирования, в основе которой лежат разработки Н. С. Камышева, дополненные данными самого автора. При этом он делает важный вывод о том, что «нередко флористические выделы лучше характеризует не присутствие, а отсутствие каких-либо характерных видов, встречающихся в других» (с. 31). «Критерий отсутствия», к слову, играет не меньшую роль при установлении синтаксонов эколого-флористической классификации. В системе территориальных единиц — два округа, которые разбиты на флористические районы и подрайоны. Эта система в дальнейшем используется как канва для рассмотрения закономерностей распространения видов в осях экологического пространства.

Глава 5 — «Конспект флоры» — самая большая по объему (почти 120 страниц). Для каждого из 929 видов указаны латинское и русское названия (иногда приводятся также синонимы), его эколого-ценотическая характеристика, жизненная форма, тип ареала, распространение по территории исследованного региона с указанием (для редких видов) локалитетов и обнаруживших его ботаников. Характеристика видов завершается оценкой степени редкости и необходимости организации охраны. Названия видов в конспекте хорошо выверены, ошибки и опечатки единичны.

Однако у рецензентов есть замечания по экологическим характеристикам некоторых видов. Часто утверждения автора носят региональный характер, и их нельзя экстраполировать на весь ареал вида, что в тексте не оговорено. Например, *Schivereckia podolica* автор отнес к облигатным кальцефитам, в то время как на Урале этот вид широко распространен на породах, бедных кальцием (пироксены, кварциты, кремнистые сланцы и пр.). Нельзя относить к этой экологической группе и такие виды, как *Clausia aprica*, *Centaurea carbonata*, *Gypsophila altissima*, *Astragalus cornutus*, *Scutellaria supina*, «облигатный псаммофит» *Carex caryophyllea*. На Южном Урале они встречаются на почвах любого механического состава (черноземы, луговые и серые лесные почвы). Вряд ли можно отнести к облигатным псаммофитам также *Sedum telephium*, *Oenothera biennis* и *Pulsatilla patens*. Аналогично остается спорным состав группы «облигатных галофитов», к которой не следовало бы относить такие виды, как *Galatella biflora*, *G. divaricata*, *Silaum silaus*.

«Регионально» автор подошел и к составлению списка «пограничноареальных» видов. Так, например, ряд видов, указанных как находящиеся «на северной границе ареала» (*Krascheninnikovia ceratoides*, *Centaurea ruthenica*, *Serratula gmelinii*, *Aconogonon alpinum*), на самом деле в Заволжье или на Урале распространен на десятки, а иногда и на сотни километров севернее.

В главе 6 — «Общий обзор флоры» — 3 раздела, в которых рассмотрен систематический состав, результаты ареалогического анализа и биоморфологическая структура. Содержание этой главы традиционно и позволяет охарактеризовать общие закономерности флоры, которая является типичной степной. Первые 5 семейств — *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*. Ведущие роды — *Centaurea*, *Astragalus*, *Artemisia*, *Dianthus*, *Carex*. Во флоре преобладают виды европейско-азиатской (367) и европейской (236) групп. По характеру жизненных форм (использована система И. Г. Серебрякова) преобладают многолетние травянистые растения. Для такого «макроанализа», как полагают рецензенты, более удобна система К. Раункиера.

В главе 7 — «Особенности эколого-флористических комплексов» — 4 раздела, в которых рассматриваются соответственно степной, кальцефильный, псаммофильный и галофильный эколого-флористические комплексы. Несмотря на то что подчеркиваются их особенности, глава оставляет впечатление незаконченной: необходим раздел, в котором были бы сопоставлены особенности четырех рассмотренных комплексов.

Глава 8 — «Охрана флоры». Агафонов считает, что к числу охраняемых нужно отнести 194 вида (в «Красной книге РСФСР» указано только 30 видов из флоры Придонья). Приведен список этих видов и указан их статус в соответствии с «Красной книгой МСОП». На сегодняшний день на территории региона существует 3 заповедника (Воронежский, Хоперский и Дивногорье, последний является историко-археологическим) и 197 памятников природы. Общая площадь охраняемой территории соответственно 48 335.8 и 6000 га. Однако, несмотря на достаточно большую площадь заповедников, они, если исключить Дивногорье, охраняют лесную растительность, на долю ксеротермной растительности приходится менее 5 % их территории. Агафонов высказывает озабоченность судьбой «антропогенных реликтов». «В условиях, когда обширные земельные участки становятся предметом долгосрочной аренды, частного владения, особо охраняемые природные территории должны оставаться в ведении государства и находиться под постоянным наблюдением природоохранных организаций» (с. 193). Автор предлагает взять под охрану еще около 30 участков растительности, что позволит обеспечить охрану практически всех редких ксеротермных видов. Общая площадь предлагаемых охраняемых территорий составляет 10 тыс. га. Реализация предложений Агафонова позволит повысить репрезентативность системы охраняемых территорий и будет шагом на пути к созданию экологической сети.

Общая оценка книги самая положительная, она традиционна в лучшем смысле этого слова и подводит итоги новейшего этапа изучения ксеротермной растительности Придонья.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 9)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Tulotis hologlottis (Maxim.) Efimov comb. nov. 1450
Limnorchis chorisiana (Cham.) J. P. Anderson var. elata (Finet) Efimov comb. nov. 1455
Limnorchis dilatata (Banks ex Pursh) Rydb. var. albiflora (Cham.) Efimov comb. nov. 1459

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 9)

Page

Kholod S. S. The distribution of vascular plants in ultramafic rocks of Polar Ural according to vertical belts and eutopiums 1289

COMMUNICATIONS

Yurtseva O. V., Voylokova V. N., Troitsky A. V., Bobrova V. K. Morphological and molecular evidences of *Polygonum patulum* and *Polygonum arenastrum* (*Polygonaceae*) hybridization 1320

Karpova A. P., Grigoryeva V. V. Pollen morphology of the genus *Stroganowia* and some species of genera *Lepidium* and *Stubendorffia* (*Cruciferae*) 1332

Smagin V. A. The alliance Bistorto—Caricion diandrae all. nov. in the fens of the taiga zone of European Russia 1340

Shushpannikova G. S. The analysis of parcial floras of the flood plains of the Pechora and Vychegda River basins 1365

Tishchenko M. P. Biomorphological features and population structure of shrubs in pine forests of the Ob River area and Altai Mountains 1384

Saifullina N. M., Yamalov S. M. Analysis of flora of abandoned villages in the South Ural forest mountain zone (Bashkortostan Republic) 1399

Kashin A. S., Berezutsky M. A., Kochanova I. S., Dobrynicheva N. V., Poljanskaja M. V. Peculiarities of seed reproduction in populations of *Asteraceae* species under impact of anthropogenic factors 1408

Ivanova N. S. Dynamics of productivity of herb-subshrub layer in the forests of the western foothills of the South Urals 1427

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Efimov P. G. The genera *Tulotis* and *Lumnorchis* (*Orchidaceae*) in the flora of Russia . 1443

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Britski D. A. The experience of a data source of common access development on the base of the Komarov Botanical Institute pollen specimens collection 1462

CHROMOSOME NUMBERS

Krasnikov A. A., Lomonosova M. N., Shaulo D. N., An'kova T. V. Chromosome numbers of the *Chenopodiaceae* and *Asteraceae* species from Siberia and East Kazakhstan . 1468

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Mirkin B. M., Muldashev A. A. *V. A. Agafonov.* Steppe, calciphilous, psammophilous and halophylous ecological-floristic complexes od the Middle Don basin: their history and conservation. Voronezh: Voronezh university Press, 2006. 250 p. 1472

Index of new plant names 1476

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 9)

Стр.

Холод С. С. Высотно-поясное и энтопическое распределение сосудистых растений на гипербазитах Полярного Урала 1289

СООБЩЕНИЯ

Юрцева О. В., Войлокова В. Н., Троицкий А. В., Боброва В. К. Морфологические и молекулярные данные в пользу гибридизации *Polygonum patulum* и *Polygonum arenastrum* (*Polygonaceae*) 1320

Карпова А. П., Григорьева В. В. Палиноморфология рода *Stroganowia* и некоторых представителей родов *Lepidium* и *Stubendorffia* (*Cruciferae*) 1332

Смагин В. А. Союз Bistorto—Caricion diandrae all. nov. на болотах таежной зоны европейской части России 1340

Шушпанникова Г. С. Анализ парциальных флор пойм бассейнов рек Печоры и Вычегды 1365

Тищенко М. П. Биоморфологические особенности и популяционная структура кустарников в сосновых лесах Приобья и Горного Алтая 1384

Сайфуллина Н. М., Ямалов С. М. Анализ флоры заброшенных деревень горно-лесного пояса Южного Урала (Республика Башкортостан) 1399

Кашин А. С., Березуцкий М. А., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Полянская М. В. Особенности семенного размножения в популяциях видов *Asteraceae* при воздействии антропогенных факторов 1408

Иванова Н. С. Динамика продуктивности травяно-кустарничкового яруса в лесах западных низкогорий Южного Урала 1427

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Ефимов П. Г. Роды *Tulotis* и *Lumnorchis* (*Orchidaceae*) во флоре России 1443

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Брицкий Д. А. Опыт создания общедоступного электронного ресурса на базе коллекции пыльцевых зерен Лаборатории палинологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН 1462

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Красников А. А., Ломоносова М. Н., Шауло Д. Н., Анькова Т. В. Числа хромосом представителей семейств *Chenopodiaceae* и *Asteraceae* из Сибири и Восточного Казахстана 1468

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Миркин Б. М., Мулдашев А. А. *В. А. Агафонов.* Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж: Воронежский государственный университет, 2006. 250 с. 1472

Указатель новых названий растений 1476

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Со второй половины 2007 года рассылка корректур авторам «Ботанического журнала» будет осуществляться электронной почтой по указанным в статьях электронным адресам авторов.

После просмотра корректуры автору следует незамедлительно по электронной почте направить в редакцию полный перечень опечаток и пропусков с указанием страниц и строк, на которых они обнаружены.

Отправка в качестве исправленной корректуры полного текста статьи с внесенными в него исправлениями недопустима.

Электронный адрес для отправки исправленных корректур в издательство periodika@nauka.nw.ru.

ДЛЯ ЗАМЕТОК

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 9. 1289—1480.